

Pr 3835

ISSN 0395-7217

Septembre 1989
Trimestriel

fascicule 3

BULLETIN

D'ÉCOLOGIE



Tome 20

SOCIÉTÉ D'ÉCOLOGIE

(reconnue d'utilité publique par décret du 31 mars 1976)

Bureau pour l'année 1988 :

Président : P. OZENDA, Botanique et Biologie végétale, Université de Grenoble, B.P. 68, 38402, Saint-Martin-d'Hères Cédex.

Vice-Présidents : F. RAMADE, Laboratoire de Zoologie, Université Paris-Sud, Bât. 442, 91405 Orsay Cédex.

G. BELLAN, Station Marine d'Endoume, CNRS, rue Batterie des Lions, Marseille.

Présidents honoraires : G. LEMÉE, P. GRISON, J.A. RIOUX, Cl. DELAMARE-DEBOUTEVILLE, P. PESSON, G. RICOU, M. LAMOTTE.

Secrétaire Général : P. BLANDIN, Département de Biologie, École Normale Supérieure, 46, rue d'Ulm, 75230 Paris Cédex 05.

Secrétaire Générale adjoint : Mme C. JEANSON, Laboratoire d'Écologie Générale, Muséum National d'Histoire Naturelle, 4, avenue du Petit Château, 91800 Brunoy.

Trésorier : F. de BEAUFORT, Secrétariat Faune-Flore, Muséum National d'Histoire Naturelle, 57, rue Cuvier, 75231 Paris Cédex 05.

Trésorier adjoint : H. MAURIN, même adresse.

Bulletin d'Écologie :

Directeur de la Publication : Secrétaire Général

Fabrication du Bulletin : R. DAJOZ, Laboratoire d'Écologie Générale, Muséum National d'Histoire Naturelle, 4, avenue du Petit Château, 91800 Brunoy.

Conseil pour l'année 1988 :

BARBAULT, R., Département de Biologie, École Normale Supérieure, 46, rue d'Ulm, 75230 Paris Cédex 05.

de BEAUFORT, F. (adresse ci-dessus).

BELLAN, G. (adresse ci-dessus).

BLANDIN, P. (adresse ci-dessus).

BOURNAUD, M., Département de Biologie Animale et Écologie, Université Claude Bernard, 43, boulevard du 11 novembre 1918, 69622 Villeurbanne Cédex.

CANCELA DA FONSECA, J., Laboratoire de Biologie végétale et d'Écologie forestière, route de la Tour Dénécourt, 77300 Fontainebleau.

CARBIENER, R., Botanique et Cryptogamie, UER des Sciences Pharmaceutiques, Université Louis Pasteur, B.P. 10, 67048 Strasbourg Cédex.

CORRE, J.J., Laboratoire de Systématique et de Géobotanique méditerranéennes, Institut de Botanique, 163, rue Auguste Broussonnet, 34060 Montpellier Cédex.

DELPECH, R., 1, rue Henriette, 92140 Clamart.

ELKAIM, B., Laboratoire d'Hydrobiologie, Université Pierre et Marie Curie, 12, rue Cuvier, 75005 Paris.

EUZET, L., Laboratoire de Parasitologie Comparée, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, place Eugène Bataillon, 34060 Montpellier Cédex.

GIRARD, C., Botanique - Écologie Végétale, Institut National Agronomique, 78850 Thiverval-Grignon.

GRENOT, C., Département de Biologie, École Normale Supérieure, 46, rue d'Ulm, 75230 Paris Cédex 05.

JEANSON, C., (adresse ci-dessus).

LAGUATERIE, P., Délégation Régionale à l'Architecture et à l'Environnement de Haute-Normandie, Immeuble Blaise Pascal, 22 place Gadeau de Kerville, 76100 Rouen.

LEVIEUX, J., Station de Zoologie Forestière de l'INRA, Ardon, 45160 Olivet.

MAURIN, H., (adresse ci-dessus).

MULLER, S., Botanique et Écologie Végétale, Institut National Agronomique, 16, rue Claude Bernard, 75230 Paris Cédex 05.

OZENDA, P. (adresse ci-dessus).

PAUTOU, G., Botanique et Biologie végétale, Université de Grenoble B.P. 68, 38402 Saint-Martin-d'Hères Cédex.

PERTHUISOT, J.P., Laboratoire de Biogéologie et de Biostratigraphie ; Institut des Sciences de la Nature, Université de Nantes, 2, rue de la Houssinière, 44072 Nantes.

RAMADE, F. (adresse ci-dessus).

RAPP, M., CEPE Louis Emberger, route de Mende, B.P. 5051, 34033 Montpellier Cédex.

TESTARD, P., Département de Biologie, École Normale Supérieure, 46, rue d'Ulm, 75230 Paris Cédex 05.

TOUFFET, J., Laboratoire d'Écologie Végétale, Complexe Scientifique de Beaulieu, 35042 Rennes Cédex.

TREHEN, P., Station Biologique de Paimpont, 35380 Plélan-le-Grand.

23835

Septembre 1989
Trimestriel

fascicule 3

BULLETIN D'ÉCOLOGIE

— Tome 20 - N° 3 — fascicule —

CYCLE SEXUEL, FLORISSANT ET CONDITON DE
POMATOSCHISTIS (M. J. ROYER, 1880-1900)
DANS LA FAUNE DE MAURITIE — FRANCE

BULLETIN D'ÉCOLOGIE



SOCIÉTÉ d'ÉCOLOGIE

Reconnue d'utilité publique par décret du 31 mars 1976

SECRÉTARIAT GÉNÉRAL

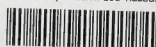
C/O Secrétariat «Faune Flore»

57, rue Cuvier, 75231 PARIS Cedex 05

Tél. 336.54.32

Tome 20

Bibliothèque Centrale Muséum



BULLETIN D'ÉCOLOGIE

— Tome 20 - N°3 — Septembre —

SOMMAIRE

J.L. BOUCHEREAU, J.Ch. JOYEUX, J.A. TOMASINI, J.P. QUIGNARD. — Cycle sexuel, fécondités et condition de <i>Pomatoschistus microps</i> (Kroyer, 1838) (Gobiidés) dans la lagune de Mauguio (France)	193
P. SCHERRER, F. BLASCO. — Croissance des plantules de <i>Rhizophora mangle</i> dans un substrat tourbeux de mangrove massivement contaminé par du pétrole brut	203
G. PAUTOU, J. WUILLOT. — La diversité spatiale des forêts alluviales dans les îles du Haut-Rhône français	211
J. ROCHE. — Distribution du chevalier guignette (<i>Actitis hypoleucos</i>) et de l'omble commun (<i>Thymallus thymallus</i>) le long des rivières de France et d'Europe	231
J.P. VERGER. — Rôle des ions de l'acidité dans la répartition des espèces végétales. Application à quelques espèces de l'étage alpin	237
Ph. LE GALL. — Le choix des plantes nourricières et la spécialisation trophique chez les Acridoidea (Orthoptères)	245
Résumés de thèses	263
Analyses d'ouvrages	269
Vie de la Société	271

CONTENTS

J.L. BOUCHEREAU, J.Ch. JOYEUX, J.A. TOMASINI, J.P. QUIGNARD. — Sexual cycle, fecundities and condition of <i>Pomatoschistus microps</i> (Kroyer 1838) (Gobiidae) in the lagoon of Mauguio (France)	193
P. SCHERRER, F. BLASCO. — Growth of <i>Rhizophora mangle</i> seedlings in a peaty mangrove soil heavily polluted with crude oil	203
G. PAUTOU, J. WUILLOT. — The spatial diversity of floodplains forests found on islands in the French Rhône river	211
J. ROCHE. — Distribution of common sandpiper (<i>Actitis hypoleucos</i>) and grayling (<i>Thymallus thymallus</i>) along French and European watercourses	231
J.P. VERGER. — The role of acidity ions in the distribution of plant species. Application to some species in the alpine zone	237
Ph. LE GALL. — The choice of nutrition plants and the trophic specialization of Acridoidea (Orthoptera)	245
Summary of thesis	263
Book reviews	269
Life of the Society	271

CYCLE SEXUEL, FÉCONDITÉS ET CONDITION DE *POMATOSCHISTUS MICROPS* (KROYER, 1838) (GOBIIDÉS) DANS LA LAGUNE DE MAUGUIO — FRANCE*

par Jean-Luc BOUCHEREAU, Jean-Christophe JOYEUX, Jean-Antoine TOMASINI
et Jean-Pierre QUIGNARD

Laboratoire d'Ichthyologie et de Parasitologie Générale, Université des Sciences et Techniques du Languedoc,
Place E. Bataillon — 34060 MONTPELLIER Cedex 1

MOTS-CLÉS : *Pomatoschistus* - Gobiidés - Lagune - Méditerranée
- Cycle sexuel - Fécondité - Première maturité - Condition.

KEY-WORDS : *Pomatoschistus* - Gobiidae - Lagoon - Mediterranean sea - Sexual cycle - Fecundity - First maturity - Condition.

RÉSUMÉ (Travail original)

Dans la lagune saumâtre de Mauguio, *P. microps* se reproduit essentiellement de mai à juillet. La taille de première maturité est de 27 mm (LT) et l'âge de 8 à 12 mois. La fécondité absolue est comprise entre 460 et 2.030 ovocytes pour LT variant de 31 à 47 mm. Ce poisson à ponte fractionnée et à itéroparité contractée (1 à 2 saisons de ponte) fournit un effort reproductif élevé. La température a un rôle important sur la condition du poisson et le cycle sexuel.

SUMMARY (Original scientific paper)

Sexual cycle, Fecundities and condition of Pomatoschistus microps (Kroyer, 1838) (Gobiidae) in the lagoon of Mauguio - France

In brackish lagoon of Mauguio (France), breeding of *P. microps* occurs particularly in may-july. This fish participates in one or two breeding seasons (abbreviate iteroparity), practises repeat-spawning within a season and its reproductive effort is high. Size at maturity is 27 mm (TL) and age, 8-12 months. The absolute fecundity extends from 460 to 2.030 eggs with TL = 31-47 mm. Temperature seems to take a prominent part in the condition of *P. microps* and its sexual cycle.

INTRODUCTION

Pomatoschistus microps (Kroyer, 1838) vit essentiellement dans les estuaires et les lagunes de la Norvège (Trondheimsfjord), au Maroc et dans la partie nord occidentale de la Méditerranée.

Ce gobie est présent dans toutes les lagunes du golfe du Lion où il est sédentaire. Il est particulièrement abondant dans la lagune de Mauguio. Entre 1985 et 1987 nous avons estimé à plus de 24 millions le nombre d'individus pêchés annuellement.

La biologie de ce petit gobie (LT maximum : 64 mm en Atlantique et 53 mm en Méditerranée) a été très étudiée dans les mers septentrionales de son aire de distribution alors qu'en Méditerranée, seul HERVÉ (1978) en aborde rapidement quelques aspects.

Dans ce travail nous donnons une description succincte du stock des géniteurs et une étude plus détaillée de la sexualité, du cycle sexuel (RGS, IGS) et des variations massiques cor-

porelles (Kb, Ks) au cours de l'année. Nous donnons également une évaluation des fécondités au niveau de l'individu et de la population.

Enfin, nous commentons les informations recueillies localement en fonction de celles fournies par les auteurs pour *P. microps* et d'autres espèces de gobies de la province atlantico-méditerranéenne.

LE MILIEU

La lagune de Mauguio (Fig. 1) a été décrite à plusieurs reprises (QUIGNARD *et al.*, 1983, 1984). Rappelons sa surface, 3.100 ha, sa faible profondeur (maximum 1,30 m), la nature vaseuse du fond, la quasi-absence de rochers, la présence de nombreuses valves de *Cerastoderma glaucum* d'assez petite taille et la grande variabilité spatio-temporelle de la salinité (10 à 37 ‰).

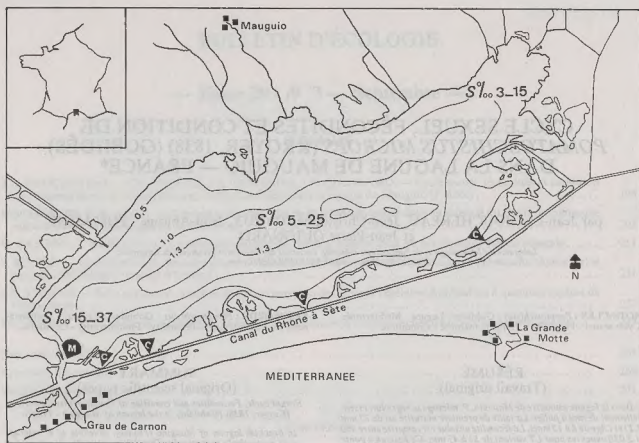


FIG. 1. — La lagune de Mauguio (M : communication avec la mer ; C : communication avec le canal du Rhône à Sète).

MÉTHODES

L'échantillonnage a été réalisé au moins hebdomadairement d'octobre 1985 à octobre 1987. L'engin de pêche utilisé est la capéchade, sorte de grand verveux (QUIGNARD et FARRUGIO, 1981) à maille de 4 à 10 mm. Ce filet permet de capturer les *P. microps* dès qu'ils adoptent le mode de vie épibenthique (PADOA, 1953). Nous avons vérifié la non sélectivité de cet engin vis-à-vis de ce gobie en pratiquant des pêches avec un chalut à patins dont la maille de la poche est de 3 à 10 mm (JOYEUX *et al.*, 1988). On peut estimer qu'entre 17 et 53 mm (LT) les échantillons prélevés sont représentatifs de la population de la lagune.

Pour les individus étudiés, on a mesuré la longueur totale (LT), pesé les masses corporelles humides brutes (Mb) et éviscérées (Mc) ainsi que les masses ovarienne (Mo) et testiculaire, vésicules séminales comprises (Mt). Dans ce travail, les masses sont exprimées en grammes et les tailles en millimètres.

Après regroupement mensuel des échantillons, les données recueillies ont permis de calculer le rapport gonadosomatique ($RGS = Mo \times 100/Mb$) et l'indice gonadosomatique ($IGS = Mo \times 10^5/LT^3$) afin d'affranchir les résultats de l'influence possible (MAILLARD, 1976) du Trématode abdominal *Aphaloides coelomicola*. Deux coefficients de condition ($Kb = Mb \times 10^5/LT^3$ et $Ks = (Mb - Mo) \times$

$10^5/LT^3$) ont été établis. Pour analyser ces résultats, nous avons regroupé les spécimens en 3 groupes de tailles : $L1 \leq 31$ mm (groupe avec des immatures durant certaines périodes de l'année); $31 \text{ mm} < L2 < 40 \text{ mm}$ et $L3 \geq 40 \text{ mm}$ (groupe de taille incluant éventuellement des 2⁺).

Les ovocytes de grande taille susceptibles d'être émis au cours d'un acte de ponte et dont aucune fraction n'a été expulsée (ovaires aux stades III ou IV de l'échelle de maturation de FONTANA, 1969) ont été comptés chez 73 femelles de 31 à 47 mm (LT), pêchées avant le début de la saison de ponte (fin février-début mars).

La fécondité absolue (F), la relation $F = f(LT)$ et les fécondités relatives $Fr_1 = F/Mb$ et $Fr_2 = F/Mc$ ont été calculées. Les ovocytes intraovariens de plusieurs femelles ont été mesurés afin de connaître la distribution de fréquence de leurs tailles. Le comptage et les mensurations ont été réalisés après libération des ovocytes par dilacération des ovaires frais dans une coupelle contenant de l'eau de mer.

Chaque fois que cela était possible et nécessaire, nous avons comparé les moyennes établies à l'aide du test « t » de Student (DAGNELIE, 1975).

La conversion de la longueur totale (LT) en longueur standard (Lst) peut se faire à l'aide de l'équation suivante valable dans l'intervalle de tailles 19 à 53 mm :

$Lst = 0,838 LT + 0,410$ ($r = 0,995$, variance résiduelle $Vr = 0,270$).

RÉSULTATS ET DISCUSSION

1. TAILLE ET AGE DE PREMIÈRE MATURITÉ SEXUELLE. CARACTÉRISTIQUES DU STOCK DE GÉNITEURS.

Aux mois d'avril (1986 et 1987) tous les mâles et toutes les femelles de 27 mm (LT) et plus sont mûrs, si l'on se réfère à la couleur de la robe pour les premiers et aux valeurs du RGS (Fig. 2 et Tab. I) pour les secondes. De plus, 80% des femelles sont prêtes à pondre, leurs ovaires étant au stade IV de l'échelle de maturation de FONTANA (1969). Ces individus pubères sont âgés de 8 à 12 mois. L'âge de première maturité est le même sur toute l'aire de répartition de l'espèce (MILLER, 1964; WHEELER, 1969; HEALEY, 1972). Par contre, la taille de première maturité varie selon les régions. Elle est de 29 mm (Lst) pour les femelles et de 31,7 mm (Lst) pour les mâles sur les côtes anglaises (MILLER, 1964), de 26 mm (Lst) en Baltique (LAWACZ, 1965) et seulement de 23 mm (Lst) pour les deux sexes, dans la lagune de Mauguio. La capture d'une petite femelle sub-mature (stade IV) de 21,5 mm (Lst), fin février 1986, laisse supposer que la maturité sexuelle peut être atteinte à une taille inférieure à celle donnée précédemment et qu'en Méditerranée comme en Atlantique (MILLER, 1964) un dimorphisme sexuel statural existe peut-être.

La population de géniteurs de Mauguio est dominée par les femelles. Le sex-ratio global établi sur deux ans (BOUCHEREAU *et al.*, 1989) est d'un mâle pour deux femelles.

Les répartitions des tailles et des âges des géniteurs sont très semblables dans les deux sexes. Les tailles extrêmes sont comprises entre 27 et 53 mm. Mais seuls quelques mâles dépassent 50 mm.

Quelle que soit l'année, les classes de taille de 33 à 39 mm représentent généralement plus de 60 % de la population durant la période de ponte.

Si l'on se réfère aux travaux de MILLER (1964), les reproducteurs ont entre 8 et 24 mois au début de la saison de frai. Ceux ayant plus de 12 mois et se reproduisant pour la seconde fois sont rares et disparaissent vers le mois de mai (BOUCHEREAU *et al.*, 1989). Une seule génération constitue donc l'essentiel de la population de géniteurs.

2. RAPPORT ET INDICE GONADOSOMATIQUES

Si l'on compare le RGS et l'IGS des femelles, leurs valeurs moyennes mensuelles ne sont pas différentes (test «t» non significatif) sauf en avril et mai 1987 et leur évolution temporelle est très similaire (Fig. 2, Tab. I). Étant donné la précision des mesures, le parasite *A. coelomicola* ne paraît donc pas affecter les résultats concernant le RGS.

Mises à part quelques exceptions, on ne note pas de différences significatives (test «t») entre les RGS des groupes L1, L2, L3 (Fig. 3). Pourtant, quelle que soit l'année, le RGS comme l'IGS des petits individus L1 augmente plus tardivement et diminue plus précocement que chez les plus grands (L2, L3).

Le RGS et l'IGS augmentent à partir de décembre-janvier et présentent un maximum entre mars et avril selon l'année et la classe de taille (Fig. 2 et 3, Tab. I). En 1987, pour le groupe L1, le maximum, atteint en avril, persiste en mai. Durant ces mois, la masse moyenne maximale des gonades représente 21 à 22 % de la masse brute humide (Mb). On peut admettre que les minimums sont atteints en septembre et même parfois dès août, comme en 1987, pour les individus de petite taille (Fig. 2 et 3, Tab. I). Il faut de plus souligner que l'augmentation, comme la diminution, du RGS et de l'IGS sont plus rapides en 1987 qu'en 1986.

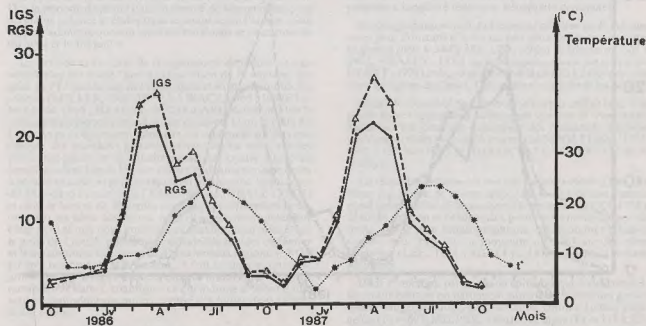
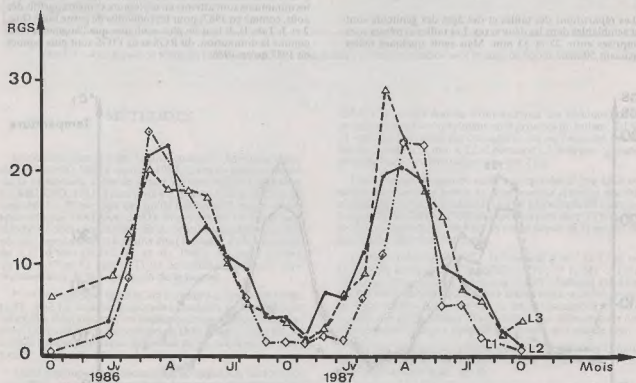


FIG. 2. — Évolution mensuelle de l'IGS, du RGS et de la température moyenne de l'air (aéroport de Fréjorgues); (voir effectifs et paramètres statistiques dans le tableau II).

TABLEAU I

Évolution mensuelle d'octobre 1985 à octobre 1987 de l'IGS et du RGS des femelles de *P. microps* (n = effectif ; σ = variance)

1985-1986	OCTOBRE	NOVEMBRE	DÉCEMBRE	JANVIER	FÉVRIER	MARS	AVRIL	MAI	JUIN	JUILLET	AOUT	SEPTEMBRE	OCTOBRE
n	67	-	-	27	66	77	50	119	25	89	33	73	62
$\overline{\text{IGS}}$	2,7	-	-	4,7	10,7	23,8	25,2	16,7	18,4	12,4	9,4	3,8	3,9
σ	6,3	-	-	6,7	6,3	9,6	11,9	12,8	8,6	9,0	8,6	6,9	5,0
$\overline{\text{RGS}}$	2,7	-	-	4,5	11,0	21,1	21,4	14,6	15,6	10,3	7,9	3,6	3,6
σ	6,3	-	-	3,6	5,7	7,3	9,2	10,1	6,9	7,0	6,7	6,0	4,7
1986-1987	OCTOBRE	NOVEMBRE	DÉCEMBRE	JANVIER	FÉVRIER	MARS	AVRIL	MAI	JUIN	JUILLET	AOUT	SEPTEMBRE	OCTOBRE
n	62	64	34	32	35	40	104	77	113	108	74	31	45
$\overline{\text{IGS}}$	3,9	2,3	5,6	5,7	10,6	22,1	27,2	24,0	11,0	8,8	6,7	2,6	2,1
σ	5,0	5,1	7,3	8,0	8,6	8,8	12,7	11,4	10,2	9,1	8,2	3,4	4,4
$\overline{\text{RGS}}$	3,6	2,1	5,2	5,5	10,0	20,1	21,7	19,8	9,7	7,7	6,2	2,6	1,9
σ	4,7	3,9	6,2	6,9	6,6	7,1	6,3	8,1	7,5	7,5	7,3	3,3	3,6

FIG. 3. — Évolution mensuelle du RGS selon les groupes de taille L1, L2, L3, ($L1 \leq 31$ mm, $31 \text{ mm} < L2 < 40$ mm ; $L3 \geq 40$ mm).

Chez les femelles, l'investissement dans la reproduction est important si l'on se réfère au RGS, et ceci dès les plus petites classes de taille et d'âge. En effet, dans Mauguio, le RGS moyen maximum est élevé puisqu'il dépasse 20 % de la masse brute (Fig. 2, Tab. I), les maximums individuels s'élevant jusqu'à 35, voire 39 %. Mais *P. microps* ayant une ponte fractionnée, le RGS ou l'IGS ne peut permettre d'évaluer l'investissement total réalisé sur une saison de ponte (WOOTTON, 1979). On peut cependant admettre que ces indices calculés au début de la saison de reproduction sont proportionnels à l'investissement total.

Le RGS moyen maximum enregistré à Mauguio (21,7 %) est compris entre les valeurs (15 et 30 %) indiquées par HEALEY (1972) et MILLER (1979) pour les côtes de Grande-Bretagne.

En moyenne, chez les Gobiidés femelles, la masse ovarienne maximum vaut 5 à 30 % du poids humide de l'animal (DE VLAMING, 1972; HEALEY, 1972; MILLER, 1979). Le RGS de *P. microps* de Mauguio se situe dans la moitié supérieure de cette fourchette comme celui de *P. caelestinus* (RGS 22 %, GANDOLFI *et al.*, 1981-1982) espèce adriatique également à vie courte et à itéroparité contractée. Par contre, il est nettement supérieur au RGS des gobies itéropares longévifs comme *Lesueurigobius friesii* (RGS 9 %, NASH, 1982) et *Gobius paganellus* (RGS 15,6 %, MILLER, 1979).

Comme chez quasiment tous les gobies, (DE VLAMING, 1972; HEALEY, 1972), le RGS des mâles de *P. microps* de Mauguio est toute l'année très faible, inférieur à 0,8 %. Les valeurs de ce RGS ne reflètent absolument pas l'investissement reproductif du mâle. Cet état est caractéristique des poissons nidificateurs pour lesquels le gaspillage de sperme est normalement faible et la paternité non aléatoire (LEJEUNE, 1984).

3. PÉRIODE ET DURÉE DE LA REPRODUCTION

D'après les valeurs du RGS et du Kb (Fig. 2 et 5; Tab. I et IV), la période de ponte dans la lagune de Mauguio est plus ou moins précoce et étalée dans le temps selon l'année, mais on peut admettre que son intensité maximale se situe entre la fin avril et la mi-juillet.

La période et la durée de la reproduction paraissent très semblables sur toute l'aire de répartition de *P. microps*. En effet, de l'Écosse au sud de l'Angleterre et en mer Baltique, les auteurs (MILLER, 1964, 1975; LAWACZ, 1965; JONES et MILLER, 1966; HEALEY, 1972; CLARIDGE *et al.*, 1985) indiquent avril-août comme saison de ponte. Dans le golfe du Lion, on peut également admettre cette période si l'on tient compte des individus précoces et tardifs. En effet, sur les côtes françaises de la Méditerranée, on trouve quelques femelles mûres (stade IV) dès février et d'autres encore aptes à pondre en août, et parfois septembre. Pourtant, l'évolution du RGS dans l'estuaire de l'Ythan (Écosse, HEALEY, 1972) et dans la lagune de Mauguio présente des différences notables. Sur les côtes écossaises, le RGS augmente rapidement entre avril et mai pour atteindre un maximum en juin. Dans le golfe du Lion, le phénomène débute dès janvier ou février et le maximum se situe en avril. Dans les deux régions, le RGS est très bas en août. Cependant, il faut souligner, qu'entre juin et juillet, la chute du RGS est plus importante en Méditerranée que dans l'Atlantique, ce qui indique le début d'une activité reproductrice moins intense dès juillet dans la première région.

D'après ces données la durée de ponte intense est nettement plus courte et plus tardive dans l'estuaire de l'Ythan en Écosse (juillet, peut-être juin) que dans la lagune de Mauguio (mai-mi juillet). La cause de ces différences est certainement

d'ordre thermique. En effet, d'après HEALEY (1972), dans l'estuaire de l'Ythan la température en janvier et février est stable (3°C environ) alors que dans Mauguio elle passe de 5°C à 10°C selon l'année (Fig. 4). De plus, dans les deux régions, les valeurs maximales du RGS correspondent à des températures proches de 12 à 14°C. Le rôle de la température dans le déclenchement de la ponte chez *P. microps* a déjà été mis en évidence par FONDS et VAN BUURT (1974). De même, le décalage enregistré dans la maturation entre 1986 et 1987 dans Mauguio (Fig. 2, Tab. I) n'est attribuable qu'à la rigueur de l'hiver de la seconde année.

En août, mois où la ponte est nettement moins intense et cesse même, les températures dans l'estuaire de l'Ythan et dans la lagune de Mauguio sont respectivement de 13°C environ et de plus de 20°C. Dans ces limites, la température ne paraît donc jouer aucun rôle dans l'arrêt de la vitellogénèse et de la ponte. D'ailleurs, FONDS et VAN BUURT (1974) montrent que les oeufs de *P. microps* se développent très bien à 25°C. Le régime thermique de Mauguio n'est donc pas un facteur limitant la reproduction, il peut même être considéré comme favorable.

4. LA FÉCONDITÉ

Au début de la saison de ponte, la fécondité individuelle absolue par acte de ponte est comprise entre 460 et 2030 ovules. Cette fécondité instantanée, assez basse, est corrélée positivement avec la taille comme chez la majorité des poissons (KARTAS et QUIGNARD, 1984). Dans l'intervalle de taille 31 mm - 46 mm, à Mauguio (Tab. II), comme sur les côtes d'Écosse (HEALEY, 1972; $F = 1066 LT - 3167$ entre 35 et 57 mm) la relation taille-fécondité chez *P. microps* peut être décrite par une équation du type $y = ax + b$, mais l'équation $y = ax^b$ s'ajuste aussi de manière satisfaisante aux données de la population de Mauguio.

Notons que la valeur 3,12 de l'exposant «b» de cette équation (Tab. II) est très caractéristique (WOOTTON, 1979) des poissons à longévité réduite et itéroparité contractée.

Biogéographiquement, la fécondité absolue de *P. microps* varie peu. Pourtant elle est un peu plus élevée sur les côtes anglaises (650 à 3400, MILLER, 1986) et écossaises 564 à 2962, HEALEY, 1972) qu'à Mauguio. Dans notre région, HERVE (1978) indique une fécondité de 870 à 2100 ovocytes dans la lagune de Canet. Ces valeurs confirment les nôtres.

La faible fécondité de *P. microps* n'est pas un fait isolé. Les petits gobies lagunaires adriatiques comme *P. caelestinus*, *Knipowitschia panizzae* présentent des fécondités absolues très comparables sinon inférieures (GANDOLFI *et al.*, 1981-1982; GANDOLFI et TORRICELLI, 1985) à celle de *P. microps*.

La fécondité relative est par contre assez élevée (Tab. II). Pour 1 gramme de masse corporelle éviscérée une femelle pond entre 1160 et 3870 ovocytes ($F_{\text{r}} \text{moyen} = 2170$) et 760 à 2340 ($F_{\text{r}} \text{moyen} = 1440$) pour 1 gramme de masse corporelle brute. Sur le plan biogéographique, les fécondités relatives varient peu. $F_{\text{r}}2$ est en moyenne de 2364 sur les côtes anglaises (LEE, 1974; MILLER, 1979) contre 2170 dans Mauguio.

Chez *P. microps*, petit poisson épibenthique à vie courte, la fécondité relative est nettement supérieure à celle des grands gobies longévifs subcryptobenthiques comme *Gobius paganellus* ($F_{\text{r}} = 687$, MILLER, 1984) et *G. niger* ($F_{\text{r}} = 118$ à 583, VESEY et LANGFORD, 1985). Par contre, elle est très semblable à celle de *Pomatoschistus caelestinus* et de *Knipowitschia panizzae* (GANDOLFI *et al.*, 1981-1982); GANDOLFI et TORRICELLI, 1985), gobies ayant la même éco-

TABLEAU II

Fécondités absolues (F) et relatives (Fr) suivant la taille de *P. microps* femelle (n = effectif; r = coefficient de corrélation; vr = variance résiduelle)

LT (mm)	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46
n	2	2	2	5	4	7	8	4	7	5	8	3	4	6	4	2
$\overline{F}$	463,5	470,0	579,5	584,4	716,7	773,3	867,2	842,7	967,1	1045,4	1214,7	1360,7	1263,0	1474,6	1286,5	1634,0
minimum	460	460	577	492	469	564	686	760	746	784	874	894	1159	1309	1034	1614
maximum	467	480	582	711	1160	980	1028	974	1244	1350	2030	1890	1320	1863	1480	1654
n	2	2	2	5	4	7	8	4	7	5	7	3	4	3	4	2
$\overline{Fr}_1$	1236,0	1206,5	1577,0	1285,4	1388,2	1556,7	1531,0	1327,2	1511,4	1496,7	1569,6	1471,0	1156,2	1623,0	1240,0	1399,0
minimum	1229	1150	1293	766	930	1175	1183	1169	1081	1045	1352	993	815	1242	1034	1216
maximum	1243	1263	1861	2012	2274	1960	1830	1412	2053	1897	2333	2148	1343	2328	1345	1582
n	2	2	2	5	4	7	8	4	7	5	7	3	4	4	4	2
$\overline{Fr}_2$	1655,5	2689,0	2295,5	2045,6	2634,2	2159,8	2255,4	1878,5	2130,1	2177,2	2351,9	2215,0	1861,2	2186,5	1957,5	2275,0
minimum	1643	2555	2061	1158	1675	1709	1633	1689	1522	1479	1589	1419	1161	2013	1752	2067
maximum	1668	2823	2530	2800	3867	2722	3417	2072	2847	2804	3759	3259	2357	2328	2284	2483
$F = 74,86$; $LT = 1918,39$ ($r = 0,82$; $Vr = 13606,72$; $n = 73$); $F = 0,0104$; $LT^{3,12}$ ($r = 0,86$; $Vr = 11316,22$ $n = 73$)																
$\overline{Fr}_1 = 1446,0$; $\sigma = 347,0$; $n = 69$								$\overline{Fr}_2 = 2170,0$; $\sigma = 513,0$; $n = 70$								

logie, approximativement la même taille maximale et la même longévité que *P. microps*.

Au niveau populationnel (Tab. II et III) ce sont les femelles du groupe L2 (31 mm < L2 < 40 mm) nées durant la saison de ponte précédente qui assurent l'essentiel de la production d'ovocytes. Par exemple, en mai, le groupe L2 fournit en 1986, 57 % et en 1987, 75 % de l'effort reproductif. Les grandes femelles du groupe L3 (≥ 40 mm), malgré une fécondité individuelle supérieure à celle du groupe L2 (Tab. II) ne participent que pour 43 % en 1986 et 12,2 % en 1987 (Tab. III) à la fécondité de la population. L'augmentation de la fécondité avec la taille n'est donc, dans ce cas, pas suffisante pour compenser la faiblesse des effectifs du groupe L3 (BOUCHEREAU *et al.*, 1989). Contrairement à ce que nous venons de décrire pour *P. microps*, poisson à vie courte et pratiquement semelpare, chez les poissons itéropares longévifs (FONTANA et LE GUEN, 1969), l'accroissement de la fécondité en fonction de la taille est souvent suffisante pour que les grandes classes de taille jouent un rôle important, sinon prépondérant, dans la fécondité des populations. Enfin, étant donné l'évolution de la fécondité avec la taille et les différences interannuelles de distribution des effectifs des femelles dans les classes de taille (BOUCHEREAU *et al.*, sous presse), le nombre d'ovules susceptibles d'être pondus par un nombre donné de femelles peut fortement varier d'une année à l'autre (Tab. III). Il est, par exemple, de 97000 pour 100 femelles en 1986 contre seulement 62500 en 1987. Au niveau de la lagune, il est évident que l'importance de la ponte dépend aussi du stock de femelles présentes. Nous ne connaissons pas ce stock mais, d'après l'analyse des pêches que nous avons faites de 1985 à 1987, il paraît très stable, les quantités de *P. microps* débarquées n'ayant pratiquement pas variées.

TABLEAU III

Effort reproductif par classe de taille des femelles (*P. microps*), mai 1986 et 1987 (a = pourcentage des classes de taille; b = nombre moyen d'ovocytes; c = pourcentage de la fécondité totale)

LT (mm)	F	MAI 1986			MAI 1987		
		a	b	c	a	b	c
30 - 31	463,5	—	—	—	17,1	7.930,5	12,7
32 - 33	525,0	0,3	175,5	0,2	26,9	14.122,5	22,5
34 - 35	650,6	9,1	5.920,5	6,1	18,8	12.250,8	19,6
36 - 37	820,3	25,8	21.163,7	21,9	12,5	10.229,1	16,4
38 - 39	919,9	30,2	27.781,0	28,7	11,3	10.348,9	16,6
40 - 41	1.129,8	21,6	24.403,7	25,2	4,6	5.242,3	8,4
42 - 43	1.311,9	9,6	12.594,2	13,0	1,0	1.285,7	2,1
44 - 45	1.380,7	2,9	4.004,0	4,1	0,5	676,5	1,1
46 - 47	1.634,0	0,5	817,0	0,8	0,2	392,1	0,6
TOTAL		100,0	96.841,6	100,0	100,0	62.478,4	100,0

5. NOMBRE DE PONTES ANNUELLES

D'après la répartition du diamètre des ovocytes intragonadiques (Fig. 4) la ponte est certainement fractionnée. En effet, à partir de mars et jusqu'à la fin de la saison de ponte, la distribution des fréquences des tailles et l'aspect des ovocytes reflètent une certaine hétérogénéité de la gonade. En plus du stock général de très petits ovocytes translucides de diamètre inférieur à 70 μ m, on peut distinguer, dans la majorité des cas, deux groupes ovocytaires de plus grande taille. L'un est constitué d'ovocytes sphériques blancs et opaques d'un diamètre de 250 à 325 μ m, l'autre d'ovocytes également sphériques mais plus hyalins, jaunâtres avec des gouttelettes d'huile et mesurant environ 580 à 775 μ m. De plus, quelques femelles présentent également un troisième groupe d'ovocytes hyalins, piriformes, ambrés avec une grosse goutte huileuse mesurant 900 $\times$ 650 μ m (stade IV) et pouvant être considérés comme mûrs, prêts à être expulsés. Il est évident que la structure décélée n'est absolument pas indicative du nombre de pontes réalisées par l'individu au cours de la saison, de nouvelles vagues pouvant se différencier à tout moment à partir du stock de petits ovocytes. A titre indicatif, rappelons que MILLER (1964, 1979, 1984) signale qu'une femelle peut pondre 6 à 9 fois en trois mois environ et d'après GUITEL (1892), une femelle en aquarium a pondu 6 fois en 35 jours. Le nombre de pontes et leur fréquence peuvent varier considérablement d'un secteur géographique à l'autre et au cours de la saison car il est sous la dépendance de facteurs proximaux (MUNROE et LOTSPEICH, 1979) comme la température et la quantité de nourriture disponible (GUITEL, 1892; MILLER, 1961). Une telle ponte fractionnée se retrouve chez d'autres petits genres lagunaires méditerranéens comme *P. caestrius* (GANDOLFI *et al.*, 1981-1982) et *K. panizae* (GANDOLFI et TORRICELLI, 1985). En revanche, les grands genres comme *G. niger* (FABI et FROGLIA, 1984) ou *G. paganellus* (MILLER, 1984) ne pondent qu'une ou deux fois par saison.

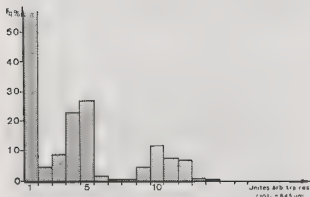


FIG. 4. — Distribution de fréquences du diamètre des ovocytes intragonadiques d'une femelle type (04 03.1988).

Le fractionnement de la ponte, la faible fécondité instantanée accentuée au niveau de la population par la dominance des petites et moyennes reproductrices concourent à la pro-

duction de nombreuses petites pontes. Cette situation, d'une part, favorise les possibilités de coïncidence entre pontes et conditions propices au développement dans ce milieu lagunaire sujet à des crises dystrophiques et, d'autre part, en limitant l'effectif des cohortes successives, permet leur bonne intégration dans ce biotope restreint et densément peuplé.

6. COEFFICIENTS DE CONDITION

Le coefficient de condition mensuel moyen K_b des femelles présente des valeurs maximales dès mars-avril et durant la ponte (Fig. 5, Tab. IV). Les minimums s'établissent de la fin de l'été (post-ponte) au milieu de l'hiver (février). Au début de la ponte (avril), K_b est significativement (test «*t*», $p = 0,01$) plus élevé en 1987 qu'en 1986, mais durant cette année-ci, il se maintient à un haut niveau sur un plus long laps de temps.

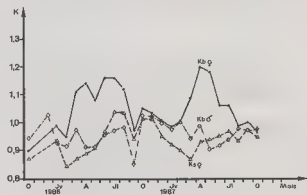


FIG. 5. — Évolution mensuelle des coefficients de condition Kb et Ks (voir effectifs et paramètres statistiques dans Tab. IV).

Pendant l'automne et l'hiver, le coefficient mensuel moyen K_s baisse régulièrement et ceci jusqu'en février ou mars selon l'année. Il augmente ensuite jusqu'au milieu ou la fin de l'été (Fig. 5, Tab. IV). L'augmentation de K_s entre février et juillet 1986 est 3,5 fois supérieure à celle enregistrée pour la même période en 1987.

Le coefficient de condition Kb des femelles (Fig. 5), évolue parallèlement au RGS, donc en fonction du cycle sexuel comme cela a été mis en évidence par HEALEY (1972) dans la mer du Nord. Cependant, le cycle de Kb dans l'estuaire de l'Ythan se différencie de celui de Manguio (Fig. 5, Tab. IV) par un minimum hivernal très marqué et nettement inférieur à celui de post-ponde alors qu'à Manguio, l'écart constaté entre ces deux minima est faible comme chez *P. caestranis* des lagunes adriatiques (GANDOLFI et al., 1981-1982).

L'embonpoint des femelles, évalué par Kb, permet d'apprécier en partie l'investissement reproductif secondaire de celles-ci. En effet, les femelles dépensent de l'énergie pour la recherche d'un partenaire relativement rare, comme nous l'avons vu, et le prix payé pour ces déplacements est proportionnel à la masse du corps et à la forme de celui-ci (hydrodynamisme). Or, durant la saison de ponte, les femelles prennent un aspect de tétard et leur Kb dépasse 1,1 (Fig. 5, Tab. IV) alors qu'en période de repos sexuel elles sont effilées avec un Kb voisin ou inférieur à 1.

TABLEAU IV

Évolution mensuelle d'octobre 1985 à octobre 1987 du Kb (mâles et femelles) et du Ks (femelles) de *P. microps*
n = effectif; σ variance.

1985-1986	OCT.	NOV.	DEC.	JANV.	FÉV.	MARS	AVR.	MAI	JUIN	JUIL.	AOUT	SEP.	OCT.
<i>n</i>	67	-	-	27	66	77	50	119	25	89	33	73	62
$\overline{\text{Kb}} \varphi$	0,90	-	-	0,99	0,95	1,11	1,14	1,08	1,16	1,16	1,12	0,97	1,05
σ	0,11	-	-	0,11	0,13	0,12	0,12	0,16	0,10	0,14	0,12	0,12	0,09
$\overline{\text{Ks}} \varphi$	0,87	-	-	0,94	0,84	0,87	0,89	0,91	0,97	1,04	1,03	0,94	1,01
σ	0,10	-	-	0,09	0,11	0,09	0,08	0,12	0,08	0,11	0,09	0,10	0,09
<i>n</i>	105	-	4	78	152	200	115	97	24	113	76	56	94
$\overline{\text{Kb}} \delta$	0,97	-	1,03	0,93	0,91	0,97	0,91	0,91	0,95	0,97	0,98	0,85	1,03
σ	0,69	-	0,04	0,10	0,12	0,12	0,09	0,09	0,08	0,12	0,10	0,09	0,10
1986-1987	OCT.	NOV.	DEC.	JANV.	FÉV.	MARS	AVR.	MAI	JUIN	JUIL.	AOUT	SEP.	OCT.
<i>n</i>	62	64	34	32	35	40	104	97	113	108	74	31	45
$\overline{\text{Kb}} \varphi$	1,05	1,03	1,00	0,98	1,00	1,09	1,20	1,18	1,06	1,06	0,99	1,00	0,97
σ	0,09	0,10	0,10	0,18	0,12	0,13	0,16	0,12	0,16	0,15	0,14	0,17	0,14
$\overline{\text{Ks}} \varphi$	1,01	1,01	0,95	0,92	0,90	0,87	0,93	0,94	0,95	0,97	0,93	0,98	0,95
σ	0,09	0,09	0,08	0,17	0,07	0,12	0,08	0,07	0,13	0,11	0,11	0,17	0,12
<i>n</i>	94	226	244	35	143	51	114	84	101	167	138	201	66
$\overline{\text{Kb}} \delta$	1,03	1,02	1,00	0,97	1,00	0,94	0,99	0,90	0,92	0,94	0,98	0,98	0,98
σ	0,10	0,14	0,10	0,14	0,11	0,09	0,10	0,10	0,13	0,11	0,12	0,12	0,12

La comparaison des coefficients de condition Kb et Ks donne d'autres renseignements. L'amplitude des différences existant entre ces coefficients et leur évolution respective dans le temps indiquent également la possibilité de transferts du soma vers les gonades. De plus, les valeurs prises par Kb et Ks, en 1985-1986 et 1986-1987, mettent en évidence que, dans l'ensemble, l'effort énergétique consacré à la reproduction chez *P. microps* prime sur l'effort destiné à l'accroissement corporel instantané. En effet, après l'hiver rigoureux de 1986-1987 qui engendra un retard dans la maturité (Fig. 2, Tab. I), on note un phénomène de rattrapage dont l'intensité a apparemment pour conséquence une faible augmentation de la masse somatique (Fig. 5, Tab. IV) au cours du printemps et de l'été. Cette mauvaise condition somatique des femelles durant la saison de ponte 1987 semble engendrer un arrêt précoce de l'activité reproductrice. En revanche, en 1986 la répartition temporellement plus équilibrée de l'effort de maturation permet une croissance somatique plus importante et une durée de ponte plus longue.

Dès mars-avril les variations respectives de Ks, du RGS et de Kb (Fig. 2 et 5, Tab. I et IV) permettent de noter une

certaine indépendance de l'évolution de la masse somatique (Mb - Mo) par rapport à celle des gonades (Mo) et de la masse corporelle brute (Mb). En effet, Ks augmente alors que les femelles commencent à pondre. Ce fait suggère une activité trophique, donc une certaine disponibilité de nourriture dans la lagune qui permet, par ailleurs, la maturation des vagues ovocytaires successives. En été, il doit se créer un déséquilibre entre apports et besoins énergétiques qui se concrétise par un minimum fuge de Ks en août ou septembre (Fig. 5, Tab. IV), selon l'année. La chute de Ks entre octobre et février-mars est le reflet d'une succession d'événements : croissance rapide des O⁺ (BOUCHEREAU *et al.*, 1989), effets de l'hiver et, à partir de janvier-février, transfert de métabolites vers les gonades. Kb et RGS commencent alors à augmenter.

Les résultats concernant le RGS, l'IGS, le Kb et le Ks sont très caractéristiques de la stratégie reproductive de femelles à vie brève, à itéroparité très contractée, chez qui une forte production instantanée d'ovocytes prime sur le développement corporel, même si celui-ci pouvait, à plus ou moins long terme, favoriser une plus forte fécondité.

Chez les mâles, la masse testiculaire étant de quelques milligrammes, on peut confondre Kb et Ks et, de ce fait, admettre que le Kb des mâles est équivalent au Ks des femelles. Le Kb des mâles et le Ks des femelles (Fig. 5, Tab. IV) ont des évolutions semblables, mais avec des amplitudes de variation moins marquées pour le Kb des mâles que pour le Ks des femelles. L'hiver méditerranéen, même froid, ne paraît pas avoir un impact important sur la condition somatique des mâles (Fig. 5), alors que les froids nordiques provoquent un amaigrissement notable (HEALEY, 1972). De même, les activités reproductrices n'engendrent dans Mauquo qu'une légère diminution de ce coefficient entre avril et juin ou juillet.

CONCLUSION

Pomatoschistus microps, petit Gobinidé atlanto-méditerranéen, occupe avec succès les estuaires et lagunes situés entre 65° et 35° de latitude nord. En Méditerranée, il paraît essentiellement localisé dans les lagunes du golfe du Lion.

Ce poisson à courte durée de vie a une activité sexuelle qui se limite à une saison de ponte, rarement deux. L'âge de première maturité sexuelle est de 8 à 12 mois en Atlantique comme en Méditerranée, mais la taille qui lui est associée diffère selon la latitude : elle est de 29 mm (Lst) dans la mer du Nord et seulement de 23 mm (Lst) en Méditerranée.

La saison de ponte verno-estivale s'étend sur 4 à 5 mois sur toute l'aire de répartition de l'espèce. D'après l'évolution du RGS, sa durée est pourtant plus courte au Nord qu'au Sud.

La fécondité absolue par acte de ponte est faible, surtout en Méditerranée (460 à 2030 ovocytes) mais les valeurs calculées du RGS, de la fécondité relative, de Kb et de Ks indiquent que l'investissement reproductif des femelles est très important dans Mauquo et qu'il prime sur l'investissement fait en faveur de l'accroissement somatique. Les petits gobies méditerranéens laguno-côtiers, *Knipowitschia panizzae* et *Pomatoschistus canestrinii* développent les mêmes stratégies que *P. microps*. Par contre, les grands gobies *Gobius niger* et *G. paganelus* qui vivent souvent dans le même biotope déploient un effort reproductif annuel nettement inférieur.

Étant donné l'aire de répartition et les milieux occupés, il est évident que *P. microps* est euryvalent, comme l'ont d'ailleurs montré expérimentalement FONDS (1973), FONDS et VAN BUURT (1974). Mais la seule euryvalence n'explique pourtant pas le succès de ce poisson dans l'occupation de biotopes aussi particuliers que sont les lagunes et les estuaires. Les caractéristiques de la reproduction apportent certainement beaucoup d'informations à ce niveau. La durée relativement longue de la saison de ponte, le fractionnement de celle-ci, la dominance des femelles de tailles petites et moyennes, et le gardiennage des oeufs par les mâles sont des atouts importants dans ces milieux densément peuplés et sujets, au moins en Méditerranée, à des crises dystrophiques, thermiques ou éoliennes peu prévisibles et intenses. Cette stratégie reproductrice n'est possible, par ailleurs, que parce que ces milieux offrent en permanence une nourriture suffisante pour satisfaire les besoins énergétiques de ce poisson.

BIBLIOGRAPHIE

- BOUCHEREAU, J.L., JOYEUX, J.C. & QUIGNARD, J.P., 1989. — Structure de la population de *Pomatoschistus microps* (Kroyer, 1938), Poissons, Gobinidés dans la lagune de Mauquo (France). *Vie et Milieu*, 39 (1) : 19-28.

- CLARIDGE, P.N., HARDISTY, M.W., POTTER, P.C. & WILLIAMS, C.V., 1985. — Abundance, life history and igrulosity in the gobies (Teleostei) in the inner Severn Estuary. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, 65 (4) : 951-968.
- DAGNELIE, P., 1975. — *Théorie et méthodes statistiques*. Les presses agronomiques de Gembloux, A.S.B.L. : 463 p.
- DE VLAMING, V.L., 1972. — Environmental control of teleost reproductive cycling : a brief review. *J. Fish. Biol.*, 4 : 131-140.
- FABI, G. & FROGLIA, C., 1984. — A note on the biology and fishery of the black goby (*Gobius niger*) in the Adriatic Sea. *Fish. Rep./FAO. Rapp. Pêches* n° 290 : 167-170.
- FONDS, M., 1973. — Sand gobies in the Dutch Wadden Sea (*Pomatoschistus*, Gobinidae, Pisces). *Netherl. J. Sea Res.*, 6 (1973) : 417-478.
- FONDS, M. & VAN BUURT, G., 1974. — The influence of temperature and salinity on development and survival of goby eggs (Pisces, Gobinidae). *Hydrobiological bulletin (Amsterdam)*, 8 : 110-116.
- FONTANA, A., 1969. — Étude de la maturité sexuelle des sardinelles *Sardinella eba* (VAL.) et *Sardinella aurata* (C. et V.) de la région de Pointe-Noire. *Cah. ORSTOM, sér. Océanogr.*, VII, n°2 : 101-114.
- FONTANA, A. & LE GUEN, J.L., 1969. — Étude de la maturité sexuelle et de la fécondité de *Labridolichthys elongatus*. *Cah. ORSTOM, sér. Océanogr.*, VII, n°3 : 9-19.
- GANDOLFI, G. & TORRICELLI, P., 1985. — Comportamento e strategi riproduttiva in pesci delle acque interne (Pisces, Gobinidae). *S.P.T.E. Atti*, 5 : 697-701.
- GANDOLFI, G., TORRICELLI, P. & CAU, A., 1981-1982. — Observations on the biology of the black-spotted Goby, *Pomatoschistus canestrinii* (Nunin). *Nova Thalassia*, 5 : 95-123.
- GUILLET, 1982. — Observation sur les moeurs de *Gobius minutus*. *Arch. Zool. exp. gén.*, série 2, 10 : 499-555.
- HEALEY, M.C., 1972. — On the population ecology of the common goby in the Ythan estuary. *J. nat. Hist.*, 6 : 133-145.
- HERE, P., 1978. — *Ichthyofaune comparée de deux éangs littoraux du Roussillon : Canet-St-Nazaire et Salses-Leucate*. Thèse 3ème cycle Océano. biol., Université P. et M. Curie, Paris 6 : 253 p.
- JONES, D. & MILLER, P., 1966. — Seasonal migrations of the Common Goby *Pomatoschistus microps* (Kroyer), in Morecambe Bay and elsewhere. *Hydrobiologia*, 27 : 515-528.
- JOYEUX, J.C., CAMUS, P. & BOUCHEREAU, J.L., 1988. — Evaluation du peuplement ichthyique des Lavezzis. *Trav. Sci. Parc. nat. rég. Res. nat. Corser. Fr.* 17 : 1-45.
- KARTAS, F. & QUIGNARD, J.P., 1984. — *La fécondité des Poissons Téléostéens*. MASSON, Paris : 121 p.
- LAWACZ, W., 1965. — An analysis of variations in two populations of *Gobius microps* Kr. depending on the salinity of the habitat. *Ekol. Pol.*, 13 : 125-142.
- LEE, S.C., 1974. — *Biology of the sand goby Pomatoschistus minutus (Pallas) (Teleostei : Gobiidae) in the Plymouth area*. Ph. D. Thesis, University of Bristol.
- LEJEUNE, P., 1984. — *Étude écoéthologique des comportements reproducteurs et sociaux des Labridés méditerranéens des genres Symphodus Rafinesque, 1810 et Coris Lacepède, 1802*. Thèse d'État, Université de Liège : 231 p.
- MAILLARD, C.P., 1976. — *Distomatoses de poissons en milieu lagunaire*. Thèse d'État, USTL Montpellier : 383 p.
- MILLER, P.J., 1961. — Age, growth and reproduction of the rock goby *Gobius paganelus* (L.) in the Isle of Man. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 41 : 737-769.
- MILLER, P.J., 1964. — The biology of the goby *Pomatoschistus microps*. *Ann. Rep. Challenger Soc.*, 3 (16) : 42-43.

- MILLER, P.J., 1975. — Age, structure and life-span in the common goby *Pomatoschistus microps*. *J. Zool. Lond.*, 177 : 425-448.
- MILLER, P.J., 1979. — Adaptiveness and implications of small size in Teleosts. In : «*Fish Phenology : anabolic adaptiveness in teleosts*», P.J. Miller Ed., Academic Press Oxford : 253-256.
- MILLER, P.J., 1984. — The tokology of gobiid fishes. In : «*Fish reproduction strategies and tactics*», G.W. POTTS and R.J. WOOTTON Ed., Academic Press Oxford : 119-153.
- MILLER, P.J., 1986. — Gobioidae. In : «*Fishes of the North-eastern Atlantic and the Mediterranean*», Vol. III, WHITEHEAD (P.J.P.), BAUCHOT (M.L.), HUREAU (J.C.), NIELSEN (J.), TORTONESE (E.), Ed., UNESCO, Paris : 1019-1085.
- MUNROE, T.A. & LOTSPEICH, R.A., 1979. — Some life history aspects of the seaboard goby (*Gobiosoma ginsburgi*) in Rhode Island Estuaries, *U.S.A.*, 2 (1) : 22-27.
- NASH, R.D.M., 1982. — The biology of Freis' goby, *Lesueurigobius frensi* (Malm), in the firth of Clyde Scotland, and a comparison with other stocks. *J. Fish. Biol.*, 21 (1) : 69-85.
- PADOA, E., 1953. — Sottordine Gobiiformes. Famiglia Gobiidae in Uova, Larve e stadi Giovanili di Teleostei. *Fauna Flora Golfo Napoli*, 36 : 648-678.
- QUIGNARD, J.P. & FARRUGIO, H., 1981. — Les pêcheries fixes lagunaires : caractéristiques et possibilités. *La pêche maritime*, 1238 : 289-293.
- QUIGNARD, J.P., MAN-WAI, R. & VIANET, R., 1984. — Les poissons de l'étang de Mauguio (Hérault, France) : inventaire, structure des peuplements, croissance et polymorphisme des tailles. *Vie Milieu*, 34 (4) : 173-183.
- QUIGNARD, J.P., MAZOYER-MAYERE, C., VIANET, R., MAN-WAI, R. & BENHARRAT, M.K., 1983. — Un exemple d'exploitation lagunaire en Languedoc : l'étang de l'Or (Mauguio) Pêche et production halieutique. *Science et Pêche*, 336 : 3-23.
- VESEY, G. & LANGFORD, T.E., 1985. — The biology of the black goby, *Gobius niger* L. in an English south-coast bay. *J. Fish. Biol.*, 27 : 417-429.
- WHEELER, A., 1969. — *The Fishes of British Isles and North-West Europe*. MAC MILLAN, London : 613 p.
- WOOTTON, R.J., 1979. — Energy cost of egg production and environmental determinants of fecundity in teleosts fishes. In : «*Fish Phenology . anabolic adaptiveness in teleosts*», P.J. WILLER Ed., Academic Press : 133-155.

CROISSANCE DES PLANTULES DE *RHIZOPHORA MANGLE* DANS UN SUBSTRAT TOURBEUX DE MANGROVE MASSIVEMENT CONTAMINÉ PAR DU PÉTROLE BRUT

par Pierre SCHERRER et François BLASCO

Institut de la Carte Internationale de la Végétation — UA 688 du CNRS
39, Allées Jules Guesde — 31062 TOULOUSE CEDEX — France

MOTS-CLÉS : Guadeloupe - Mangrove - Pétrole - Plantules - *Rhizophora* - Toxicité.

KEY-WORDS : Guadeloupe - Mangrove - Oil - Seedlings - *Rhizophora* - Toxicity

RÉSUMÉ (Travail original)

Lors des marées noires, les substrats tourbeux des mangroves sont susceptibles de piéger des quantités importantes de pétrole malgré leur forte teneur en eau. Le processus d'enracinement des propagules de *Rhizophora mangle* est d'autant plus perturbé que les doses de polluant sont élevées dans les 10 premiers centimètres du sol. Par contre, la croissance des plantules ayant développé les premiers stades foliaires reste possible malgré l'accumulation de l'huile en surface. Quand les 30 premiers centimètres sont massivement pollués, la croissance des plantules est quasiment nulle. L'addition d'un engrais oléophile modifie les propriétés phytotoxiques du pétrole. Un tel mélange augmente la proportion de plantes qui s'enracinent et peut avoir une utilisation pratique dans la restauration des littoraux tropicaux victimes de pollutions accidentelles.

SUMMARY (Original scientific paper)

Growth of Rhizophora mangle seedlings in a peaty mangrove soil heavily polluted with crude oil

A mangrove peaty soil is able to trap a great amount of oil in spite of its important water content. *Rhizophora mangle* rooting process is as much disturbed as pollutant concentrations are high in the top soil. On the other hand, growth of seedlings with leaves is possible in spite of oil accumulation at the surface. However when the first 30 centimeters are heavily polluted, plants growth is practically impossible. When added to oil, a hydrophobic fertilizer modifies its phytotoxic properties. Such a mixture increases the percentage of plants which are able to develop roots.

INTRODUCTION

Les mangroves sont des écosystèmes forestiers localisés essentiellement dans les régions deltaïques inter-tropicales. BLASCO (1982) a précisé l'intérêt économique et les principaux mécanismes de fonctionnement. Les déversements accidentels d'hydrocarbures qui s'y produisent fréquemment sont susceptibles d'entraîner le dépérissement de la végétation sur de vastes étendues (GETTER *et al.*, 1981). Les conséquences peuvent être désastreuses pour les populations locales qui vivent de l'exploitation du bois et de la pêche dans ces milieux.

Les données scientifiques concernant la régénération d'une mangrove détruite par les hydrocarbures et dont le substrat demeure pollué, sont quasiment inexistantes à l'heure actuelle. L'objectif de cette recherche est d'étudier l'enracinement et la croissance des plantules de *Rhizophora mangle* L. dans une mangrove de Guadeloupe expérimentalement contaminée par les hydrocarbures. Le genre *Rhizophora* dont il est question ici est très largement répandu dans les écosystèmes littoraux du monde tropical.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

La station expérimentale se trouve à l'embouchure de la rivière «La Lézarde» qui rejoint l'océan au Nord de Petit-Bourg, agglomération de la côte Est de l'île de Basse-Terre en Guadeloupe (France). La végétation dominante est constituée d'une mangrove adulte de *Rhizophora mangle* L., la régénération de cette espèce y est excellente.

Le sol est constitué d'environ 60 % de tourbe racinaire et de 40 % d'argile. La station est inondée aux marées hautes avec toutefois des périodes d'exondation totale d'une durée variable, pendant la saison sèche (décembre-avril). Le sol présente un caractère fortement réducteur ; seuls les 5 à 10 premiers centimètres sont susceptibles d'être oxygénés.

Après avoir défriché la station, nous avons délimité 6 parcelles de 2 m² (2 m × 1 m), distantes de 0,50 m. Le 13 février 1987, nous avons procédé au déversement du pétrole brut d'Ekofisk (Mer du Nord), spécialement acheminé sur le site expérimental. Trois parcelles, désignées BE5, BE20 et BE30, ont été polluées respectivement avec 5, 20 et 30 litres de ce pétrole par m².

La quatrième parcelle (BIO20) a reçu 20 litres par m² de brut, prémélangé à 1 litre (5 %) d'un bioactivateur, engrais oléophile destiné à fournir aux micro-organismes l'azote et le phosphate nécessaires à leur multiplication aux dépens des hydrocarbures.

La cinquième parcelle (BIO) a été contaminée avec un litre de bioactivateur par m², afin de tester la toxicité de ce produit employé seul.

La sixième et dernière parcelle (TEM) constituant le témoin, non polluée, est située à l'écart des précédentes dans le même peuplement de *Rhizophora*.

Les plantules (1) sont récoltées dans la mangrove de Petit-Bourg au mois de mars 1987, en période de faible fructification. Seules sont conservées les propagules présentant un manchon cotylédonaire de couleur jaune, signe traduisant la maturité (BANUS et KOLEHMAINEN, 1975).

La transplantation s'effectue le 10 mars, un mois après la pollution du substrat. Chaque parcelle reçoit 6 rangées de 12 propagules étiquetées ($n = 72$). Ces dernières, espacées de 10 à 15 cm, sont plantées verticalement entre 4 et 10 cm de profondeur.

Sur chaque parcelle, on procède au prélèvement d'échantillons du sol au moment de la plantation, à l'aide d'une pelle à vase graduée. Chaque échantillon est emballé dans du papier d'aluminium et conservé à -20°C dans un sachet en polyéthylène étiqueté. Un échantillon est constitué à partir de 5 carottes. Nous avons analysé séparément les niveaux 0-5 cm, 5-10 cm, 10-20 cm et 20-30 cm.

L'extraction de la matière organique s'effectue par digestion alcaline, en présence de potasse méthanolique et de toluène. Le protocole est détaillé par SCHERRER (1988).

L'enracinement des plantules est suivi de façon qualitative en comptabilisant régulièrement les individus qui ne présentent aucune résistance à l'arrachement. Le substrat utilisé étant très meuble (vermiculite), il est facile de noter la moindre résistance à l'arrachement. Seules les tiges non enracinées s'extraient. Ce procédé n'est pas traumatisant pour les plantules saines. Tous les 50 jours environ, on mesure la hauteur des tiges.

Nous avons éliminé des observations les plantules dont la croissance a été perturbée par des facteurs extérieurs à la pollution (mortalité ou dommages importants causés par des insectes ou chutes de branches). En fin d'expérimentation, on détermine pour chaque plante vivante le poids sec des feuilles et des tiges.

La comparaison des accroissements (entre 2 dates successives), de l'augmentation totale de la biomasse des différents lots de plantules a été réalisée en appliquant le test non paramétrique de Kruskal et Wallis. En cas d'hétérogénéité, nous avons réalisé un test non paramétrique de comparaison multiple (SCHERRER, 1984).

RÉSULTATS

Répartition du pétrole dans le sol

Un mois après le déversement du brut, il apparaît que le pétrole a contaminé au moins les 30 premiers centimètres du sol de chaque parcelle (Fig. 1).

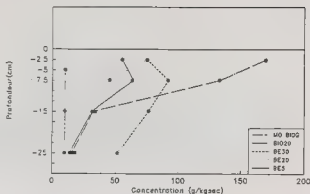


FIG. 1. — Répartition dans le sol de la matière organique extraite un mois après le déversement du brut d'Ekofisk.

MO BIOG : Matière organique d'origine biogénique (naturelle)
 BIO 20 : Brut d'Ekofisk (20 l/m²) + 5 % de bioactivateur.
 BE 30 : Brut d'Ekofisk (30 l/m²).
 BE 20 : Brut d'Ekofisk (20 l/m²).
 BE 5 : Brut d'Ekofisk (5 l/m²)

Distribution of organic matter in the soil, one month after the experimental oil spill (Ekofisk oil)

Avec le brut seul, les concentrations mesurées en surface sont similaires quelle que soit la quantité déversée (55 à 75 g/kg sec).

A 30 litres par m², l'huile a pénétré massivement dans le sédiment, jusqu'à plus de 30 centimètres de profondeur. Les concentrations mesurées sont comprises entre 50 et 100 g/kg sec, quel que soit le niveau considéré.

A 5 et 20 litres par m², la migration en profondeur est plus réduite jusqu'à 30 cm, les concentrations mesurées sont voisines de la teneur du substrat en matière organique d'origine biogénique (10 g/kg sec).

L'addition du bioactivateur au brut favorise nettement l'accumulation de ce dernier en surface. Ce résultat a été mis en évidence antérieurement avec du Brut Arabe Léger déversé dans un sol tourbeux (SCHERRER, 1988). OUDOT (1984) signale un phénomène semblable lors d'expériences réalisées sur les côtes bretonnes. Plus profondément, les concentrations mesurées sur la parcelle BIO20 ne dépassent guère celles de la parcelle BE20.

Croissance des plantules

Quinze jours après la plantation, les plantules témoins sont quasiment toutes enracinées alors que sur les parcelles polluées avec 5 et 20 litres de brut par m², respectivement la moitié et le quart des individus ont développé des racines. Aucune apparition de racines ne se manifeste sur les propagules des parcelles BE30 et BIO20. Au contact du bioactivateur (parcelle BIO), le taux d'enracinement atteint 70 % ; les racines des plants «détérables» sont en moyenne 3 fois plus petites que celles du témoin.

Sur les parcelles polluées avec seulement du brut, plus de la moitié des individus sont morts en cours d'expérimentation (Tableau I). La plupart sont des propagules qui se sont peu ou pas du tout enracinées. La croissance de la tige peut débuter après une période de plusieurs mois de stagnation.

(1) Fruit vivipare de *Rhizophora* dont l'hypocotyle se développe sur l'arbre et atteint 15 à 30 cm à maturité pour *R. mangle*.

TABLEAU I
État des plantules en cours d'expérimentation
Control of seedlings during the experiment

DATE		27/04/87	18/06/87	05/08/87	01/10/87	28/12/87
JOURS		38	100	148	204	292
TEM	Plantes foliées vivantes	45	70	69	65	60
	Plantes non enracinées (ou enracinées et sans développement aérien)	27	1	0	0	0
	Plantes foliées mortes ou disparues	0	1	3	7	12
BE5	Plantes foliées vivantes	2	33	42	40	40
	Plantes non enracinées (ou enracinées et sans développement aérien)	70	39	29	26	25
	Plantes foliées mortes ou disparues	0	0	1	6	7
BE20	Plantes foliées vivantes	3	21	20	14	20
	Plantes non enracinées (ou enracinées et sans développement aérien)	69	51	50	47	41
	Plantes foliées mortes ou disparues					
BE30	Plantes foliées vivantes	0	7	8	5	8
	Plantes non enracinées (ou enracinées et sans développement aérien)	72	65	62	62	59
	Plantes foliées mortes ou disparues	0	0	2	5	5
BIO20	Plantes foliées vivantes	0	6	19	30	40
	Plantes non enracinées (ou enracinées et sans développement aérien)	72	66	53	39	27
	Plantes foliées mortes ou disparues	0	0	0	3	5
BIO	Plantes foliées vivantes	11	70	69	68	68
	Plantes non enracinées (ou enracinées et sans développement aérien)	61	2	1	1	1
	Plantes foliées mortes ou disparues	0	0	2	3	3

TABLEAU II

Résultats du test de comparaison multiple : comparaison des accroissements de la tige sur les différentes parcelles, au cours de 5 périodes consécutives (toutes plantes « significatives »).

Results of multi-comparative test : comparison of stem growths on the various test sites during 5 consecutive periods (seedlings non affected by accidental disturbances)

A	B	du 10/03/87 au 27/04/87	du 27/04/87 au 18/06/87	du 18/06/87 au 05/08/87	du 05/08/87 au 01/10/87	du 01/10/87 au 28/12/87
TEM	BE5	A > B (**)	A > B (**)	A > B (*)	NS	N ¹
TEM	BE20	A > B (**)	A > B (**)	A > B (**)	A > B (**)	A > B (**)
TEM	BE30	A > B (**)	A > B (**)	A > B (**)	A > B (**)	A > B (**)
TEM	BIO20	A > B (**)	A > B (**)	A > B (**)	NS	NS
TEM	BIO	A > B (**)	NS	B > A (*)	NS	NS
BE5	BE20	NS	NS	NS	NS	NS
BE5	BE30	NS	NS	A > B (*)	A > B (**)	A > B (**)
BE20	BE30	NS	NS	NS	NS	NS
BE20	BIO20	NS	NS	NS	NS	NS

NS : Test statistique ne montrant pas d'écart significatif
(*) : « significatif » au seuil 5 %

(**) : « significatif » au seuil 1 %

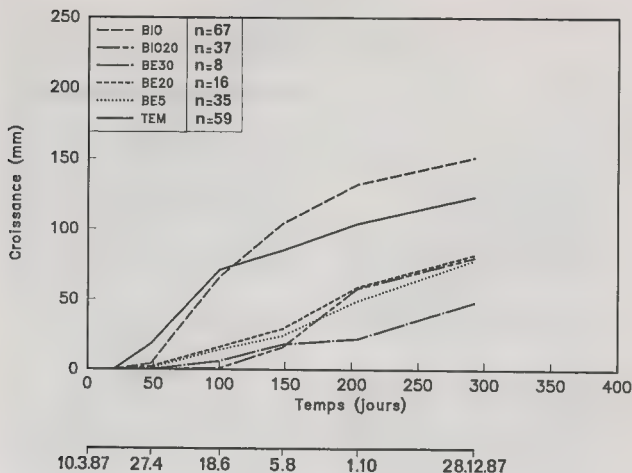


FIG. 2. — Croissance moyenne cumulée au cours du temps, des plantules vivantes «significatives» (dont le développement sur les placettes expérimentales n'a pas été altéré par des facteurs accidentels tels que destruction par les crabes, les chutes de branches etc).

Average growth of Rhizophora seedlings (only seedlings untouched by accidental wounds are taken into account).

TABLEAU III

Résultats du test de comparaison multiple : comparaison des longueurs de tiges à 5 dates, sur les différentes parcelles (toutes plantes «significatives»)

Results of the multi-comparative test : comparison of stem lengths at 5 dates, on the various test sites (seedlings not affected by accidental disturbances)

A	B	au 27/04/87	au 18/06/87	au 05/08/87	au 01/10/87	au 28/12/87
TEM	BE5	A > B (**)	A > B (**)	A > B (**)	A > B (**)	A > B (**)
TEM	BE20	A > B (**)	A > B (**)	A > B (**)	A > B (**)	A > B (**)
TEM	BE30	A > B (**)	A > B (**)	A > B (**)	A > B (**)	A > B (**)
TEM	BIO20	A > B (**)	A > B (**)	A > B (**)	A > B (**)	A > B (**)
TEM	BIO	A > B (**)	NS	NS	NS	NS
BE5	BE20	NS	NS	NS	NS	NS
BE5	BE30	NS	NS	A > B (*)	A > B (**)	A > B (**)
BE20	BE30	NS	NS	NS	NS	NS
BE20	BIO20	NS	NS	NS	NS	NS

NS : Test statistique ne montrant pas d'écart significatif

Date de plantation : 10/03/87

(*) : «significatif» au seuil 5 %

(**) : «significatif» au seuil 1 %

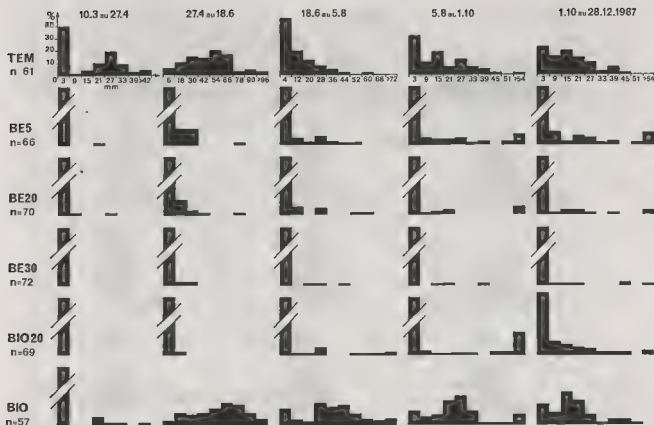


FIG. 3 — Distribution des accroissements (toutes plantes significatives) de la tige au cours de 5 périodes consécutives (abscisse : centre des classes d'accroissement ; ordonnées : pourcentages de plantes par classe).

Distribution of stem growths (x-axis : center of growth classes, y-axis : percentage of seedlings in each class).

Les plantules témoins et celles de la parcelle polluée au bioactivateur (BIO), se distinguent nettement des autres (Fig. 2). La croissance est maximale durant les trois premiers mois puis elle se ralentit progressivement. On note toutefois que durant les 50 premiers jours, la plupart des plantules au contact du bioactivateur stagnent (Fig. 3). Ensuite, la croissance apparaît, légèrement plus rapide que celle du témoin bien que les écarts soient insuffisants pour pouvoir être considérés comme significatifs (Tableau II). En fin d'expérience, les distributions de la longueur des tiges sont semblables (Fig. 4 et tableau III).

Sur les autres parcelles, le retard par rapport aux lots précédents est manifeste (Fig. 2).

— Si on ne considère que les plantes vivantes significatives, il apparaît que la croissance est similaire dans les lots BE5 et BE20. Les accroissements au cours du temps sont voisins (Fig. 3 et tableau II) ainsi que les hauteurs totales après 9 mois et demi (Fig. 4 et tableau III) ; seul le nombre de plantes vivantes sur chaque parcelle diffère (Tableau I).

— Sur la parcelle la plus polluée (30 l/m^2), plus de 80 % des plantules n'ont pas grandi. Les plantes qui parviennent à s'enraciner présentent un retard important par rapport aux 2 parcelles précédentes (Fig. 2).

— Au contact du mélange brut-bioactivateur (20 l/m^2), l'enracinement est plus lent que sur la parcelle contaminée avec la même quantité de brut. Par contre, près du double des propagules présentent une croissance de l'épicotyle (Tableau I). Les écarts de croissance entre ces 2 parcelles se combinent au cours du sixième mois (Fig. 3). L'analyse des données a montré que ce rattrapage s'explique par une croissance rapide de la tige des individus ayant préalablement stagné.

La biomasse foliaire ou ligneuse récoltée sur les parcelles polluées au brut est significativement plus faible que celle du témoin (Tableau IV). Pour les parcelles BE5 et BE20, la biomasse moyenne d'une plante représente moins de la moitié de celle d'un individu témoin (Fig. 5). Il en est de même avec les plantes de la parcelle BIO20. Sur la parcelle BE30, la perte de biomasse atteint 80 %.

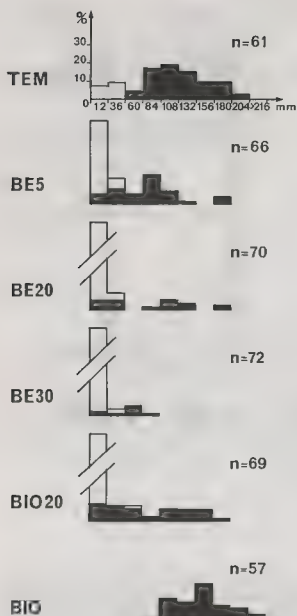


FIG. 4. — Distribution des longueurs de tige après 9 mois et demi de croissance (abscisse : centre des classes de longueur, ordonnée : pourcentage de plantes par classe).

□ Plantules «significatives», mortes en cours d'expérimentation.
■ Plantules «significatives», vivantes au terme de l'expérimentation.

Distribution of stem lengths after nine and a half months (x-axis : center of length classes, y-axis : percentage of seedlings in each class).

TABLEAU IV

Résultats du test de comparaison multiple : comparaison de la biomasse foliaire, ligneuse et totale récoltée après 9 mois et demi de croissance (toutes plantes vivantes)

Results of the multi-comparative test : comparison of biomass (leaves, woody, total collected) after nine and a half months (all living seedlings)

A	B	FEUILLES	TIGES	TOTAL
TEM	BE5	A > B (**)	A > B (**)	A > B (**)
TEM	BE20	A > B (**)	A > B (**)	A > B (**)
TEM	BE30	A > B (**)	A > B (**)	A > B (**)
TEM	BIO20	A > B (**)	A > B (**)	A > B (**)
TEM	BIO	NS	NS	NS
BE5	BE20	NS	NS	NS
BE5	BE30	NS	NS	NS
BE20	B230	NS	NS	NS
BE20	BIO20	NS	NS	NS

INTERPRÉTATION ET DISCUSSION

Les traitements des données obtenues (SCHERRER, 1988) montrent que sur les parcelles les plus polluées (BE20, BIO20, BE30), les 4/5 environ de l'huile déversée échappent à l'échantillonnage. L'essentiel du brut en excès sur les parcelles massivement contaminées a sans doute été emporté par les marées.

La fixation des hydrocarbures est toutefois possible malgré la quasi saturation du sol en eau et les mouvements de la nappe phréatique. La nature et l'humidité du substrat limitent à environ 80-90 g/kg sec, la quantité de brut d'Ekofisk susceptible d'être retenue. Au cours d'une expérimentation antérieure réalisée à cette station, nous avons obtenu des valeurs maximales du même ordre de grandeur avec du Brut Arabe Léger (SCHERRER, 1988). Nous avons également montré que le pétrole était bien fixé dans le substrat et que son évolution était extrêmement lente au cours de la première année. Il n'était donc pas utile, pour cette expérimentation, d'étudier l'évolution dans le sol de la concentration et de la composition du brut d'Ekofisk au cours du temps.

Dans les conditions de l'expérience, le bioactivateur tend à retarder l'enracinement, ce qui explique peut-être la période initiale de stagnation de la tige. Le caractère toxique de ce produit persiste donc un mois après le déversement. L'effet perturbateur ne se prolonge pas au cours du temps. Il est possible que ce produit ait une action uniquement sur les mécanismes régulant l'enracinement ou encore, qu'il perde progressivement son caractère toxique. Il se peut également qu'il soit peu à peu entraîné hors de la parcelle ou encore que seule la frange superficielle du sol soit contaminée ; dans ce dernier cas, la croissance deviendrait normale dès que le système racinaire aurait atteint la zone exempte de bioactivateur.

Le brut retarde l'enracinement des plantules. L'effet est d'autant plus net et prolongé que la concentration en surface

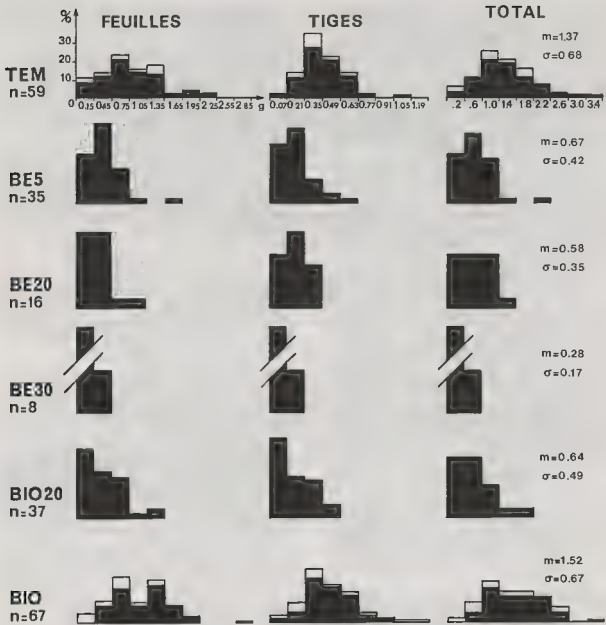


FIG 5 — Distribution de la biomasse (poids sec) foliaire, ligneuse et totale récoltée après 9 mois et demi de croissance (abscisse : centre des classes de poids ; ordonnée : pourcentage de plantes par classes).

m = moyenne, σ = écart-type.
 □ Plantules peu «significatives» (croissance perturbée).
 ■ Plantules «significatives».

Distribution of biomass (dry weight of stems and leaves) collected after nine and a half months of growth (x-axis : center of weight classes, y-axis : percentage of plants in each class).

m = average, σ = standard deviation.
 □ Seedlings which have been accidentally affected (crabs, fall of branches etc.).
 ■ Healthy «significant» seedlings.

(0-10 cm) est élevée. Toutefois, il semble s'agir davantage d'un blocage externe (perturbation du géotropisme) que d'une intoxication liée à la pénétration d'hydrocarbures. La capacité à s'enraciner et à croître peut en effet subsister plusieurs mois. Il est possible que la mort de la propagule soit essentiellement une conséquence du non enracinement.

Dans les parcelles BE5 et BE20 présentant des profils de concentration voisins, les résultats de la croissance sont similaires. Le développement des plantes foliées est perturbé mais la croissance, à des concentrations voisines de la saturation en surface, reste possible. On peut donc parler d'une certaine tolérance des plantules aux hydrocarbures.

La parcelle BE30 se distingue des deux précédentes par la profondeur de migration des hydrocarbures. La plupart des plantes ont ici un développement contrarié car leur système racinaire se développe en permanence au contact de fortes concentrations de polluant. Dans une expérience antérieure, nous avons montré que les zones d'accumulation de pétrole qui se forment dans le sol peuvent entraîner la mort des individus situés à proximité (SCHERRER, 1988). Il est possible que les individus qui résistent sur cette parcelle, profitent en fait de l'hétérogénéité de la répartition du polluant dans le sol pour se développer dans les zones les moins contaminées.

Malgré les très fortes concentrations mesurées en surface, le mélange brut-bioactivateur permet l'enracinement de nombreuses propagules. Le bioactivateur, tout en retardant l'enracinement, modifie peut-être les propriétés physico-chimiques du brut qui interviennent dans le blocage du développement racinaire. Ce résultat a été confirmé lors des tests de phytotoxicité réalisés en laboratoire (SCHERRER, 1988).

La présence du bioactivateur dans le brut ne semble pas nuire à la croissance des plantules enracinées. Ce résultat confirme donc ce qui est apparu par l'utilisation du bioactivateur seul (parcelle BIO)

CONCLUSION

Les grandes quantités de pétrole brut déversé ont permis de saturer le substrat en polluant et de simuler une pollution majeure avec du pétrole brut de Mer du Nord réputé toxique du fait de sa richesse en composés légers. La profondeur de pénétration massive du brut est directement fonction de la quantité de pétrole déversé.

De fortes quantités d'huile en surface sont susceptibles d'empêcher l'enracinement des propagules. Par contre, cette accumulation n'empêche pas la croissance des plantes dont le système racinaire a atteint des niveaux plus profonds et moins contaminés.

En favorisant le développement des racines dans le substrat profond, faiblement contaminé, on peut donc espérer favoriser la régénération. On peut notamment envisager de planter des propagules de grandes tailles à plus de 10 cm de profondeur

Une contamination massive des 20 à 30 premiers centimètres semble incompatible avec la régénération naturelle de la forêt de *Rhizophora*.

Il apparaît donc que tout facteur pouvant augmenter la concentration jusqu'à saturation ou favoriser une migration de l'huile en profondeur, est susceptible de s'opposer à la recolonisation par les plantules, d'un sol de mangrove polluée. C'est notamment le cas de toutes les opérations de restauration qui contribuent au brassage et au tassement d'un substrat instable par nature.

L'addition au pétrole d'un engrais oléophile est susceptible de favoriser la biodégradation des hydrocarbures et tend à modifier ses propriétés physico-chimiques. Ce produit favorise l'apparition de racines et ne présente, dans les conditions de l'expérience, qu'un caractère toxique très limité. Bien qu'il augmente la quantité d'huile retenue en surface, son emploi, à faibles doses, dans les opérations de restauration peut donc être envisagé

Remerciements

Les auteurs remercient vivement la Société Nationale Elf Aquitaine d'avoir mis à leur disposition les moyens logistiques et analytiques nécessaires à la réalisation de cette étude. Ils remercient également M. le Professeur J. PORTECOP et M.D. IMBERT, de l'Université Antilles-Guyane pour leur précieuse collaboration sur le terrain

RÉFÉRENCES

- BANUS M.D. et KOLEHMAINEN S.E., 1975. — Floating, rooting and growth of red mangrove (*Rhizophora mangle* L.) seedlings: Effects on expansion of mangroves in southwestern Puerto Rico. *Proc. Int. Symp. on Biol. and Managt of mangroves*, Honolulu, Hawaii; WALSH G.E., SNEDAKER S.C. et al. (eds), 370-384.
- BLASCO F., 1982. — Ecosystèmes mangroves : fonctionnement, utilité, évolution. *Oceanologica Acta*, n° Sp. : 225-230.
- GETTER C.D., SCOTT G.I. et MICHEL J., 1981. — The effects of oil spills on mangrove forests: a comparison of five oil spill sites in the Gulf of Mexico and the Caribbean Sea. *Proceedings of the 1981 Oil Spill Conference*. American Petroleum Institute, Washington D.C. : 535-540.
- LOUDOT J., 1984. — La dégradation microbienne des hydrocarbures. Étude du potentiel de biodégradation et de son expression dans le milieu. *Thèse de Docteur en Sciences*, Université de Paris VII, France, 212 p.
- SCHERRER P., 1984. — *Biostatistiques*, Gaëtan Morin, 830 p.
- SCHERRER B., 1988. — La régénération de la mangrove après un déversement accidentel d'hydrocarbures : phytotoxicité et évolution physico-chimique du pétrole brut piégé dans le substrat. *Thèse de l'Université Paul Sabatier*. Toulouse, France, 2 vol., 348 p.

LA DIVERSITÉ SPATIALE DES FORÊTS ALLUVIALES DANS LES ÎLES DU HAUT-RHÔNE FRANÇAIS*

par G. PAUTOU et J. WUILLOT

Université Joseph Fourier - GRENOBLE I
Écologie des Populations et des Peuplements Alluviaux
B P 53 — F — 38041 GRENOBLE Cedex et Unité - C N R S 5667 C

MOTS-CLÉS : Diversité spatiale - Forêt alluviale - Hétérogénéité
- Digue - Aménagement hydroélectrique - Prévisions.

KEY-WORDS : Spatial diversity - Floodplains Forests - Heterogeneity - Embankments - Hydroelectric impoundments - Management.

RÉSUMÉ (Travail original)

De nombreux peuplements forestiers sont organisés en mosaïque complexe dans les îles du Rhône situées à l'extrémité méridionale du Jura. Dans la première partie, les auteurs recherchent l'origine de cette diversité spatiale. La position géographique du complexe insulaire à l'extrémité sud-occidentale du domaine méditerranéen (la région méditerranéenne commence 150 km à l'aval), l'environnement de montagnes (Jura à l'ouest, Préalpes à l'est), la faible déclivité de montagnes (Jura à l'ouest, Préalpes à l'est), la faible déclivité de la vallée (pente inférieure à 0,60 m/km) expliquent la très grande hétérogénéité des conditions écologiques qui a favorisé la cohabitation d'un grand nombre d'espèces ligneuses. Dans la deuxième partie, les auteurs montrent que l'état actuel est le résultat d'une évolution qui a débuté il y a plusieurs siècles et a été infléchi par les interventions humaines du XIX^e siècle ; ils élaborent enfin un diagnostic prévisionnel sur le devenir de la végétation alluviale, à la suite de la mise en service du barrage de Brégnier-Cordon en 1986.

SUMMARY (Original scientific paper)

*The spatial diversity of floodplains forests found on islands
in the french Rhône-River*

At the southern extremity of the Jura Mountains, the woodland communities which are growing on the river islands in the river Rhône have a complex mosaic organisation. In the first part of the paper the authors investigate the reasons for this spatial diversity ; they show that the geographical situation (at the junction of mediterranean and medoeuropean areas) and the gently sloped valley could explain the important heterogeneity of the environmental factors and thus the coexistence of numerous ligneous species. In the second part, they show that the present state is the result of an evolutionary process which began several centuries ago but which was slowed down by human interventions during the XIXth century. An hydroelectric power dam has recently been put into service (Brégnier-Cordon Dam, 1986) and consequently the authors put forward a previsional diagnosis for the future vegetation of the area

INTRODUCTION

Le concept de diversité spatiale revêt en écologie une importance d'autant plus grande que les interventions humaines la modifient de façon progressive ou brutale. Généralement, elles sont un facteur d'uniformisation (BAUDRY *et al.*, 1982). Elles peuvent, cependant, être à l'origine d'un processus de diversification. Dans les travaux antérieurs (PAUTOU, 1986), nous avons montré que la construction des digues au XIX^e siècle avait augmenté le nombre de peuplements alluviaux dans les îles.

La diversité spatiale est liée à la variété des unités d'occupation du sol d'une part, à l'organisation de l'espace d'autre part (BAUDRY *et al.*, 1982).

L'existence de liens étroits entre diversité spatiale, diversité spécifique, richesse biologique ou productivité secondaire (BLONDEL, 1979) montre la portée du concept et son intérêt dans le domaine de la gestion. Il faut, néanmoins, se garder de toute généralisation. Si l'utilisation d'indices permet des évaluations sur des vastes surfaces, elle donne, en revanche, une vision simplificatrice des relations entre paramètres physiques et paramètres biotiques. Le niveau de complexité spatiale dépend, d'autre part, du choix des paramètres retenus et des critères de différenciation. Les résultats sont très différents suivant que l'on effectue des évaluations à partir de critères phytosociologiques, sociologiques ou écologiques. Comme le souligne BAUDRY, il existe plusieurs taxonomies possibles des unités d'occupation du sol.

La diversité spatiale peut être évaluée par la méthode agrégative de BAUDRY (diversité induite par une unité écologique), par la formule de SCHANNON qui est une mesure de la complexité des écosystèmes ou par d'autres méthodes (in BARBAULT, 1981). Ces évaluations ne prennent pas en

* Reçu le 4 juin 1988 ; version modifiée acceptée le 26 mars 1989

compte les particularités intrinsèques des unités. Dans les îles du Rhône, la présence d'un plan d'eau permanente à l'aval d'un bras de tressage augmente beaucoup plus la diversité des peuplements d'oiseaux que la juxtaposition de plusieurs faciès de la forêt de bois durs (AIN *et al.*, 1973). Il faudrait, d'autre part, faire la preuve qu'un grand nombre d'îlots de cette unité a une valeur inductrice plus grande qu'un vaste plan d'eau occupant une position écologique clé. Une interface large entre unités aquatiques et unités terrestres, s'individualisant par un gradient étalé des conditions hydrologiques, induit une plus grande diversité spécifique que l'interface entre deux types de forêts alluviales situées sur le même palier altitudinal (AIN *et al.*, 1973).

Une grande variété d'unités d'occupation du sol n'implique pas nécessairement une correspondance avec un large éventail de populations animales. Il faut qu'il y ait adéquation entre les productions végétales et les consommateurs susceptibles de les utiliser (DUVIGNEAUD, 1974). Par suite de la spécificité des réseaux trophiques, il n'existe, en fait, que des cas particuliers.

Il est tout aussi important pour un gestionnaire de connaître l'origine de la diversité spatiale et les conditions de sa permanence. Dans les plaines d'inondation, c'est un problème complexe dans la mesure où la végétation subit des changements rapides qui résultent des interactions entre pro-

cessus allogéniques et processus autogéniques (PAUTOU *et al.*, 1985; ODUM, 1976; LEPART et ÉSCARRE, 1983). Les modalités complexes de dissipation de l'énergie cinétique dans le lit d'inondation entraînent une juxtaposition de combinaisons biotiques éphémères et de peuplements stables pendant plusieurs décennies, voire pendant plusieurs siècles (CARBIENER, 1970, 1974). Les modes d'exploitation des forêts n'obéissent pas toujours à des plans de gestion rigoureux, comme dans le cas des forêts domaniales. Ils modifient les rapports quantitatifs entre espèces ligneuses et ont une influence sur la dynamique de colonisation des trouées (HOFF, 1978; PICKETT et WHITE, 1985). Enfin, la construction d'ouvrages (digues, retenues) infléchit de façon brutale ou plus insidieuse, après un temps d'inertie, les évolutions en cours (PETTS, 1984; MOONEY et GOODREM, 1983; BRAVARD, 1987).

Notre contribution vise à enrichir le débat sur la diversité spatiale à partir d'une analyse de cas. Elle a un double objectif :

- rendre compte de la diversité des populations et des peuplements ;
- déterminer son origine et évaluer les tendances évolutives.

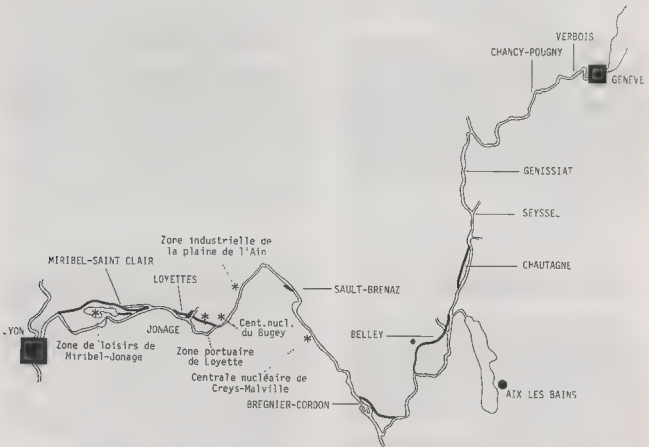


FIG. 1 — Localisation des aménagements hydroélectriques entre Genève et Lyon (Verbois, Chancy, Genuissiat, Seyssel, Chautagne, Belley, Bregnier-Cordon, Sault Brenaz); les aménagements de Loyettes et de Miribel — St Clair sont en projet. Le trait noir épais matérialise le canal de dérivation

Location of hydroelectric-power developments between Geneva and Lyon. «Loyettes» and «Miribel-St. Clair» dams are still only at the planning stage. The solid line represents the derivation channel.

Le choix de la section de la plaine d'inondation du Rhône entre Genève et Lyon d'une part et du complexe insulaire de Brégnier-Cordon d'autre part se justifie pour les raisons suivantes. Le Haut-Rhône français se situe à l'extrémité méridionale du domaine méditerranéen. Les espèces majeures des forêts d'Europe centrale, comme *Quercus robur*, *Fraxinus excelsior*, *Ulmus minor*, *Tilia cordata*, *Acer pseudoplatanus*, sont présentes ; en revanche, des espèces continentales à distribution plus affirmée sont rares ou absentes : c'est le cas d'*Ulmus laevis*. Le domaine atlantico-européen commence quelques kilomètres à l'ouest de Lyon et de la région méditerranéenne 150 km à l'aval (au niveau de Montélimar). La proximité de la région méditerranéenne et du domaine atlantico-européen explique, d'autre part, l'augmentation croissante d'individus appartenant au genre *Fraxinus* dont le statut taxonomique reste à préciser. Les espèces de basses vallées (plancher alluvial en-dessous de 250 m d'altitude), comme *Salix alba* et *Populus alba*, sont présentes à côté d'espèces submontagnardes liées à des eaux fraîches, comme *Salix pentandra*, *S. daphnoides* et *Alnus incana*. Enfin, la pente inférieure à 1 mètre par kilomètre permet le dépôt de limons fins et d'argile dans les méandres et les bras d'anastomose, qui sont très attractifs pour *Alnus glutinosa*, *Salix cinerea* et *Prunus padus*.

Ces espèces participent à plusieurs associations qui ont été décrites dans des travaux précédents (PAUTOU, 1975 ; PAUTOU *et al.*, 1979).

Le site retenu se prête bien à ce travail dans la mesure où les modifications de la couverture végétale sont connues depuis la construction des digues submersibles en 1886 (PAUTOU, 1975 ; BRAVARD *et al.*, 1986). La mise en service du barrage hydroélectrique de Brégnier-Cordon va en outre modifier la diversité spatiale actuelle (Fig. 1).

A — MÉTHODES

L'étude a été menée dans le complexe insulaire de Brégnier-Cordon - Les Avenières, situé à l'extrémité méridionale du Jura. La pente est modérée à faible (inférieure à 0,50 m par kilomètre), le lit d'inondation est large (il atteint 6 km dans sa plus grande largeur). Le débit d'étiage peut être inférieur à 200 m³/s ; le débit de la crue décennale est de 1600 m³/s. Ce complexe est une juxtaposition d'îles de surface, d'altitude et d'âge très différentes, depuis les îles jeunes dont le substratum est constitué d'éléments grossiers (galets, graviers, sables grossiers) jusqu'à les îles anciennes recouvertes par une couche de limon pouvant atteindre 2 m d'épaisseur. Chaque île est elle-même hétérogène ; elle se compose de bourrelets, de surfaces planes, de bancs d'alluvions récentes, de dépressions (bras, basses) étroitement imbriqués et s'individualisant par des écarts altitudinaux parfois très marqués. Au point de vue structural, l'île peut être comparée à une mosaïque constituée par une multitude de motifs. Chaque motif correspond, en fait, au maillon d'un caténa et s'individualise par une composition floristique originale. A cette organisation complexe dans l'espace se surajoute une évolution dans le temps. Elle s'exprime par des suites de peuplements allochroniques dont le déroulement est la résultante d'interactions entre des processus autogéniques (progression ou régression des espèces) et des processus allogéniques (exhaussement des îles par sédimentation ou enfouissement de la nappe souterraine ; PAUTOU *et al.*, 1976, 1979). Plusieurs types de données ont été recueillies.

Étude structurale des populations de ligneux dans deux îles du complexe insulaire : une île basse (l'île des Marquises à *Salix alba* dominant) (PAUTOU, 1972). Les peuplements forestiers occupent cinq sixièmes du territoire. Trois classes de taille sont prises en compte par évaluation du diamètre des tiges à 1,30 m au-dessus du sol :

Classe 1 : diamètre inférieur à 10 cm (seul d'exploitation forestière).

Classe 2 : diamètre compris entre 10 et 25 cm.

Classe 3 : diamètre supérieur à 25 cm (seul d'exploitation du bois d'oeuvre).

L'abondance est calculée par évaluation du recouvrement pour la classe 1 qui présente un grand nombre d'individus et par dénombrement pour les classes 2 et 3. Les relevés sont effectués dans des carrés de 25 m de côté (625 m²). Une augmentation de la surface d'échantillonnage provoque une augmentation de la variabilité intra-relevé et donc une diminution de la variabilité inter-relevé (WUILLOT, 1986).

L'échantillonnage comporte deux étapes :

- un échantillonnage systématique à raison de 1,6 relevé par hectare ;
- l'exploration de l'espace non échantillonné.

Un relevé supplémentaire est effectué dans la zone de croisement, lorsque la végétation est différente des 4 parcelles les plus proches. On augmente ainsi la densité des informations quand la variabilité est grande. Cent relevés ont été effectués par WUILLOT (1986). Les données ont été traitées à l'aide d'une analyse factorielle des correspondances ; les résultats sont présentés de façon graphique par utilisation du logiciel mis au point par AUDA (1983). Sur la carte positionnant les relevés, un carré est associé à chaque relevé. Le côté est proportionnel à sa coordonnée sur le premier facteur. La partition se fait en plages contenant des valeurs voisines sur le premier facteur ; cette partition est ensuite projetée sur la carte du second facteur. A chaque relevé est associée sa coordonnée sur le second facteur. Les plages définies par le premier facteur sont découpées en plages secondaires en regroupant les valeurs voisines sur les autres facteurs.

Outre cette analyse des structures forestières, nous avons suivi les modifications de la composition floristique et le statut des populations de ligneux dans des stations de référence et établi, à trois périodes différentes, la carte phytosociologique du complexe insulaire (1968, 1978, 1986).

B — RÉSULTATS

1. LES COMPOSANTES DE LA CANOPÉE EN PLACE

a) Données quantitatives sur les populations de ligneux (Tableaux I, II, III, IV et V).

Si des études sur la structure des peuplements alluviaux ont été effectuées dans la plaine alsacienne (BACHACOU *et al.*, 1979 ; CHEVIRON, 1985), jusqu'à ce jour aucun travail de ce type n'avait été mené dans la vallée du Rhône.

Une synthèse des données chiffrées se rapportant à la structure des populations de ligneux est présentée sur les figures 2 et 3. Leur analyse appelle les commentaires suivants :

- Dans l'île des Molottes, de fortes disparités apparaissent entre les différentes populations si l'on considère les classes de faible diamètre : 1, 1 + 2. *Alnus incana*, *Crataegus monogyna*, *Fraxinus excelsior*, *Cornus sanguinea*, *Evonymus europaeus*, *Prunus padus* et *Viburnum opulus* présentent un fort recouvrement. Les saules (à l'exception de *Salix cinerea*)

et les peupliers (*Populus nigra*, *P. alba*) ont une faible contribution.

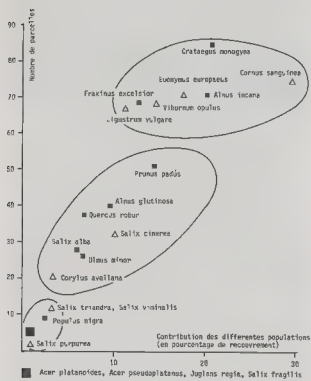


FIG. 2. — Fréquence et recouvrement de chaque population de ligneux dans l'île des Moloties.

Frequency and cover of each woody-plants populations in the «Moloties-Isles».

— *Alnus incana* est l'espèce qui compte le plus d'individus dans les classes de taille élevée (2,3 et 2 + 3). On remarque les effectifs élevés d'*Alnus glutinosa*, *Salix alba* et la faible représentation des populations de *Populus alba*, *Robinia pseudacacia*, *Acer pseudoplatanus*.

Plusieurs populations se distribuent de façon homogène : c'est le cas de *Salix alba*, *Populus nigra*, *Quercus robur*, *Prunus padus*, *Alnus glutinosa*. D'autres se répartissent en taches : *Salix triandra*, *S. viminalis*, *S. cinerea*, *Populus alba*, *Robinia pseudacacia*, *Corylus avellana*, *Juglans regia*.

— La densité des individus dont le diamètre est supérieur à 10 cm est de 514 par hectare. Il y a 10,5 % environ de sujets morts ou en mauvais état sanitaire. Ce pourcentage est de 15 % pour les classes 2 et 3 de *Salix alba* et d'*Alnus incana* et de 30 % pour les classes 2 et 3 d'*Ulmus minor* (attaques de graphiose).

● Dans l'île des Marquises, où les conditions écologiques sont sévères (instabilité des substrats, submersion, sol superficiel), le nombre de populations est faible. *Salix alba*, *Evoynus europaeus*, *Cornus sanguinea* et *Alnus incana* dominent. Quelques espèces existent à l'état d'individus isolés : *Populus nigra*, *Salix triandra*, *S. viminalis*, *Fraxinus excelsior*.

Ulmus minor, *Ligustrum vulgare*, *Crataegus monogyna*. D'autres sont absentes : *Prunus padus*, *Salix cinerea*, *Frangula alnus*, *Viburnum opulus* ainsi que les compagnes de la forêt de bois durs. Dans l'île des Moloties plus haute, *Alnus incana* constitue la population dominante, mais les effectifs de *Fraxinus excelsior* sont en forte progression. *Salix cinerea*, *Alnus glutinosa*, *Ulmus minor* comptent de nombreux individus. Localement, *Robinia pseudacacia*, *Populus nigra* et *Crataegus monogyna* sont bien représentés.

b) Les principaux types phytosociologiques (Fig. 4)

La carte phytosociologique établie dans l'ensemble du complexe insulaire met en évidence d'autres aspects de la diversité spatiale. La prise en compte de critères sociologiques souligne le poids des facteurs physiques sur l'organisation spatiale de la végétation. A l'échelle retenue (1/2000 à 1/5000), le découpage se fait au niveau d'unités s'individualisant par la présence d'espèces herbacées ayant des exigences écologiques très affirmées (PAUTOU, 1975). Il traduit mieux l'hétérogénéité des biotopes que l'analyse des structures forestières ; dans la mesure où les principales essences ont une large amplitude écologique, elles occultent la variabilité des paramètres hydrologiques et pédologiques. La carte présentée sous-estime la diversité spatiale dans la mesure où plusieurs unités ou sous-unités de faible superficie ont été regroupées (PAUTOU, 1985).

Sur la figure 4, les principaux types de groupements sont situés par rapport aux composantes écologiques majeures. La correspondance entre les divisions phytosociologiques et unités structurales n'existe que dans les conditions écologiques extrêmes (saussaie à *Salix triandra* et *S. viminalis*). Chaque association ou sous-association comporte plusieurs faciès. Ainsi l'aulnaie à *Alnus incana* et *Equisetum hiemale* en comporte quatre : à *Salix alba*, à *Fraxinus excelsior*, à *Prunus padus*, à *Ulmus minor*, et il existe, de plus, des types intermédiaires.

Sept groupements végétaux principaux ont été identifiés dans le tronçon du fleuve étudié. Ils présentent de nombreux points communs avec leurs homologues de la plaine rhénane alsacienne.

● Les saussaies à *Salix triandra* et *S. viminalis*. Elles s'implantent en bordure des bras fonctionnels sur les alluvions récemment déposées, ainsi que dans les chenaux de tressage en début de colmatage. Parmi les espèces les mieux représentées, nous citerons : *Phalaris arundinacea*, *Polygonum lapathifolium*, *Bidens tripartita*, *Valeriana officinalis*, *Angelica sylvestris*. Ce type de groupement se rattache au *Salicetum triandro-viminalis* Malc. 29.

● Les saussaies à *Salix alba*, *Carex acutiformis* et *Phalaris arundinacea*. Ces groupements étaient mieux représentés lorsque les chenaux étaient en début de colmatage. Ils présentent une forte parenté avec l'association *Salici-Populetum nigrae - salicetosum albae* décrite par LOHMEYER et TRAUTMANN (1974) et SCHNITZLER (1988). Trois espèces dominent : *Phalaris arundinacea*, *Phragmites australis* et *Carex riparia*. Dans les stations isolées, où la couche de limons fins et d'argile atteint 40 à 50 cm, la saussaie cède la place à une aulnaie mixte à *Alnus incana* et *Alnus glutinosa* ou à des saussaies à *Salix cinerea* et *Carex pendula*.

● Les saussaies à *Salix alba* et *Impatiens glandulifera*. Ces groupements s'implantent sur les replats où la couche de

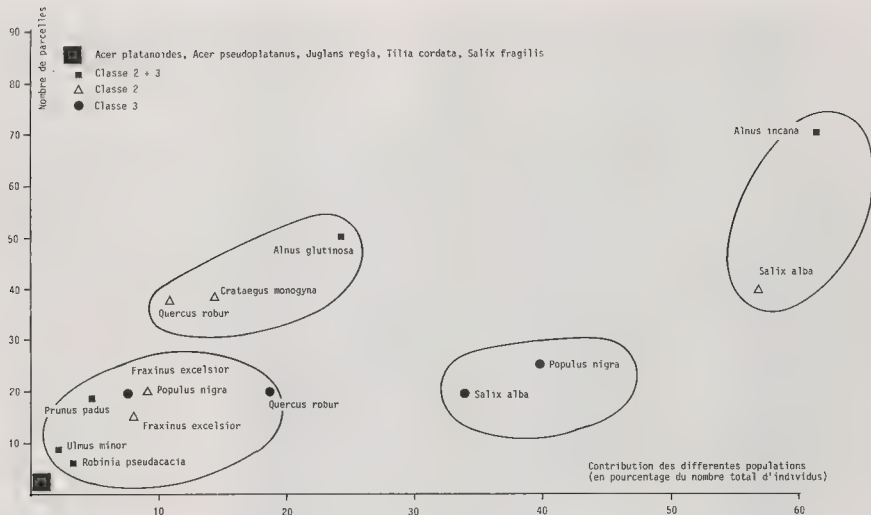


FIG 3. — Fréquence et densité de chaque population de ligneux dans l'île de Molottes.
Frequency and density of each woody-plants population in the «Molottes-Isles».

TABLEAU I

Recouvrement des individus faisant partie de la classe I et contribution de chaque population

Cover of the individuals belonging to the class I. Contribution of each population

Classe I	Coefficients de recouvrement (valeurs cumulées)	Nombre de stations où la classe est représentée	Recouvrement moyen	Contribution (en %)	Contribution des classes 1 + (1 + 2)
<i>Acer platanoides</i>	1	1	1	0,16	0,08
<i>Acer pseudoplatanus</i>	3	3	1	0,49	0,24
<i>Alnus glutinosa</i>	56	40	1,4	9,15	4,57
<i>Alnus incana</i>	123	85	1,6	20,09	10,04
<i>Crataegus monogyna</i>	122	72	1,6	19,93	9,96
<i>Fraxinus excelsior</i>	74	67	1	12,09	6,04
<i>Juglans regia</i>	5	3	1,6	0,81	0,40
<i>Populus alba</i>	4	4	1	0,65	0,32
<i>Populus nigra</i>	13	9	1,4	2,12	1,06
<i>Prunus padus</i>	87	51	1,7	14,21	7,10
<i>Quercus robur</i>	38	38	1	6,20	3,1
<i>Rhamnus cathartica</i>	25	19	1,3	4,08	2,04
<i>Robinia pseudacacia</i>	7	6	1,1	1,14	0,57
<i>Salix alba</i>	36	27	1,3	5,88	2,94
<i>Salix fragilis</i>	1	1	1	0,16	0,08
<i>Ulmus minor</i>	37	26	1,4	6,04	3,02

TABLEAU II

Recouvrement des individus appartenant à la classe I + 2 et contribution de chaque population

Cover of the individuals belonging to the classes I and 2. Contribution of each population

Classe 1 + 2	Coefficients de recouvrement (valeurs cumulées)	Nombre de stations où la classe est représentée	Recouvrement moyen	Contribution (en %)	Contribution des classes 1 + (1 + 2)
<i>Cornus sanguinea</i>	181	77	2,3	29,52	14,76
<i>Corylus avellana</i>	20	20	1	3,26	1,63
<i>Evonymus europaeus</i>	108	71	1,5	17,61	8,81
<i>Frangula alnus</i>	10	11	0,9	1,63	0,81
<i>Ligustrum vulgare</i>	67	58	1,1	10,96	5,46
<i>Lonicera xylosteum</i>	3	3	1	0,48	0,24
<i>Prunus spinosa</i>	12	10	1,2	1,95	0,97
<i>Salix cinerea</i>	62	31	2	10,11	5,05
<i>Salix purpurea</i>	7	5	1,4	1,14	0,57
<i>Salix triandra</i>	18	11	1,6	2,93	1,46
<i>Salix viminalis</i>	19	10	1,9	3,09	1,54
<i>Sambucus nigra</i>	17	14	1,2	2,77	1,38
<i>Viburnum opulus</i>	89	67	1,3	14,51	7,26

TABLEAU III

Nombre d'individus appartenant à la classe 2 et contribution de chaque population
Number of individuals belonging to the class 2. Contribution of each population

Classe 2	Nombre d'individus	Nombre de stations	Individus en bon état	Individus en mauvais état	Morts	Nombre d'individus par station	Contribution de la classe (en %)	Contribution des classes 2+3 + (2+3)
<i>Crataegus monogyna</i>	148	39	137	7	4	3,7	14,10	4,76
<i>Fraxinus excelsior</i>	78	15	72	3	3	5,2	7,43	3,12
<i>Populus nigra</i>	94	19	85	7	2	4,9	8,96	6,24
<i>Quercus robur</i>	112	38	108	2	2	2,9	10,67	5,12
<i>Salix alba</i>	596	40	542	24	30	14,9	56,81	21,96
<i>Rhamnus cathartica</i>	21	10	19	2	0	2,1	2	0,67

TABLEAU IV

Nombre d'individus appartenant à la classe 3 et contribution de chaque population
Number of individuals belonging to the class 3. Contribution of each population

Classe 3	Nombre d'individus	Nombre de stations	Individus en bon état	Individus en mauvais état	Morts	Nombre d'individus par station	Contribution de la classe (en %)	Contribution des classes 2+3 + (2+3)
<i>Fraxinus excelsior</i>	19	10	19	0	0	1,9	7,53	3,12
<i>Populus nigra</i>	100	27	95	2	27	3,7	39,68	6,24
<i>Quercus robur</i>	47	21	47	0	0	2,2	18,65	5,12
<i>Salix alba</i>	86	20	74	1	11	4,3	34,12	21,96

TABLEAU V

Nombre d'individus appartenant à la classe 2 + 3 et contribution de chaque population
Number of individuals belonging to the classes 2 and 3. Contribution of each population

Classe 2 + 3	Nombre d'individus	Nombre de stations	Individus en bon état	Individus en mauvais état	Morts	Nombre d'individus par station	Contribution de la classe (en %)	Contribution des classes 2+3 + (2+3)
<i>Acer platanoides</i>	3	1	3	0	0	3	0,16	0,09
<i>Acer pseudoplatanus</i>	1	1	1	0	0	1	0,05	0,03
<i>Alnus glutinosa</i>	432	52	410	6	16	8,3	23,94	13,91
<i>Alnus incana</i>	1167	72	1001	109	57	16,2	60,87	37,58
<i>Populus alba</i>	5	4	5	0	0	1	0,27	0,15
<i>Juglans regia</i>	10	3	6	2	2	3,3	0,55	0,32
<i>Prunus domestica</i>	1	1	1	0	0	1	0,05	0,03
<i>Prunus padus</i>	85	19	84	1	0	4,4	4,71	2,73
<i>Robinia pseudacacia</i>	58	6	54	1	3	9,6	3,21	1,86
<i>Salix fragilis</i>	3	1	3	0	0	3	0,16	0,09
<i>Tilia cordata</i>	4	2	4	0	0	3	0,16	0,09
<i>Ulmus minor</i>	35	10	23	1	11	3,5	1,9	1,12

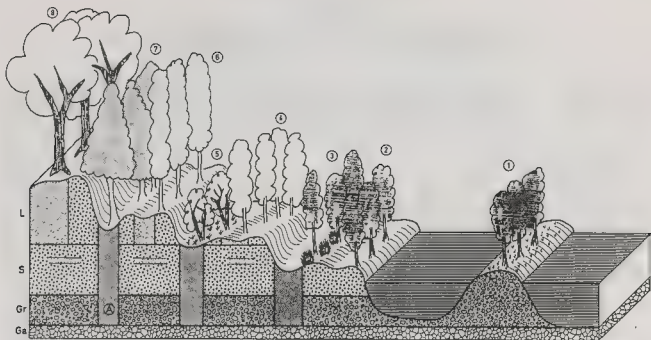


FIG. 4. — Distribution des principaux types de forêts alluviales dans l'île des Molottes.

1, Groupement pionnier à *Phalaris arundinacea* et *Salix* divers — 2, Fourré de *Salix* divers — 3, Saussaie à *Salix triandra* et *S. viminalis*, Saussaie à *Salix alba* et *Carex acutiformis* — 4, Saussaie à *Salix alba* et *Impatiens glandulifera* — 5, Saussaie à *Salix cinerea* et *Carex pendula* — 6, Aulnaie à *Alnus incana* et *Equisetum hiemale* — 7, Ormaie basse à *Ulmus minor* ; Frênaie à *Fraxinus excelsior* et *Prunus padus* — 8, Chênaie à *Quercus robur*, *Ulmus minor* et *Fraxinus excelsior* (sous-association à *Arum maculatum* et sous-association à *Aegopodium podagraria*)

Ga, galets — Gr, graviers — S, sables — L, limons — A, argiles et limons fins

Distribution of the main types of floodplain forests in the «Molottes-Isles».

ga « cobbles — Gr « gravel — S « sand — L « silt — A « clay.

sable atteint 60 à 100 cm d'épaisseur. La composition floristique s'enrichit en espèces mésohygrophiles et mésophiles, telles que *Fraxinus excelsior*, *Prunus padus*, *Alnus incana*, *Quercus robur*. Dans la strate arbustive, *Sambucus nigra* occupe de vastes surfaces. La strate herbacée comporte de nombreuses espèces nitrophiles, telles que *Galium aparine*, *Lamium maculatum*, *Alliaria petiolata*, *Urtica dioica*. Les deux sous-associations (*Cornetosum sanguineae* et *Populeto-sium nigrae*) existent dans ces îles. En revanche, les saussaies de type *Ligustro-Populeto-sium nigrae*, décrites par SCHNITZLER (1988), qui comportent des représentants du *Carpinion* et du *Quercion pubescens*, sont absentes : ces associations existent dans les sections dont la pente est supérieure à 1‰ (à la faveur des nappes d'alluvions filtrantes (en amont du lac du Bourget, par exemple).

● Les aulnaies à *Alnus incana* et *Equisetum hiemale*. Ces groupements occupent de vastes surfaces. Ils présentent des affinités avec l'*Equiseto-Alnetum incanae* Aich. et Sieg. 30, décrit dans les vallées transversales des Alpes, mais la composition floristique est très appauvrie. Trois espèces possèdent un fort recouvrement : *Impatiens glandulifera*, *Equisetum hiemale* et *Aegopodium podagraria*. A leurs côtés figurent : *Tamus communis*, *Circaea lutetiana*, *Galeopsis tetrahit*. Les *Fagalia* ne sont pas représentées. Des affinités existent avec le *Fraxino-Populeto-sium equisetosum albae* décrit par SCHNITZLER (1988) dans la forêt d'Erstein, mais les espèces mésophiles comme *Carex alba*, *Carex flacca*, *Carex ornithopoda*, *Melica nutans*, *Euphorbia amygdaloides* sont

absentes. L'aulnaie à *Alnus incana* constitue un stade post-pionnier. Il occupe la position du *Fraxino-Populeto-sium* rhénan.

● La chênaie-ormiaie à *Quercus robur* et *Ulmus minor*. La forêt de bois dur se rattache au *Quercio-Ulmetum minoris* Issler 26. *Fraxinus excelsior* constitue l'espèce dominante. A l'exception d'*Ulmus laevis* et de *Fagus sylvatica*, on y retrouve les grands ligneux des forêts rhénanes. Il en est de même pour les espèces arbustives, à l'exception de *Daphne mezereum*. La composition de la strate herbacée est également très proche, mais les représentants des *Fagalia* sont absents des groupements rhodaniens. Les trois sous-associations décrites par SCHNITZLER sont présentes :

— la chênaie-ormiaie à *Impatiens* (*Impatiensetosum*) est en rapport avec une nappe phréatique se situant approximativement vers un mètre de profondeur avec *Prunus padus* et *Sambucus nigra*. La chênaie rhénane est beaucoup plus riche en *Impatiens* (*I. glandulifera*, *I. noli-tangere*, *I. parviflora*) ;

— la chênaie-ormiaie à *Allium ursinum* (*Allietosum*) en rapport avec une nappe phréatique se situant entre 1 m et 1,50 m de profondeur. *Aegopodium podagraria*, *Arum maculatum*, *Hedera helix* sont également présents. En revanche, *Viola reichenbachiana*, *Polygonatum multiflorum*, *Sanicula europaea*, *Asarum europaeum* sont absents ;

— la sous-association type (*typicum*), en rapport avec une nappe comprise entre 1,50 et 2,50 m de profondeur, n'a pas été observée dans l'île étudiée. Elle existe sur des îles plus

hautes ; *Carpinus betulus* est rare ; *Carex sylvatica*, *Convallaria maialis* sont absents.

● Les aulnaies à *Alnus glutinosa*. Ces groupements se rattachent aux *Carci-elongatae* - *Alnetum glutinosae* Koch 26 (in OBERDORFER) du domaine médioeuropéen. La caractéristique, *Carex elongata*, est absente de ces aulnaies basiques. En revanche, l'espèce individualise bien les chênaies-charmaies hydromorphes à humus de type mull acide en rapport avec des nappes d'eau temporaires (PAUTOU, 1975). Le cortège des hydrophiles (*Carex elata*, *Carex acutiformis*, *Iris pseudacorus*) est commun avec les groupements plus continentaux. L'association existe sous sa forme type dans les marais, dans les méandres et les bras d'anastomose. Dans les bras de tressage colmatés, elle est représentée par un groupement à *Alnus incana* et *Rubus caesius* qui présente de nombreux points communs avec les aulnaies du Bruch de l'Andlau décrites par SCHNITZLER (1988).

● La frênaie à *Fraxinus excelsior* et *Prunus padus*. Ce groupement est à rattacher au *Pruno-Fraxinetum* Oberd. 53. L'association se distingue de son homologue rhodanien par l'absence d'*Ulmus laevis*, de *Ribes rubrum* et des représentants des *Fagetalia*. En revanche, *Prunus padus* est très abondant à côté des espèces basiclines exigeantes au plan trophique, telles que *Carex pendula*, *Filipendula ulmaria*, *Glechoma hederaceum*, *Carex remota*, *Rubus caesius*. Les synusies de géophytes sont beaucoup plus pauvres que dans les groupements rhénans. Le *Pruno-Fraxinetum* trouve des conditions écologiques optimales dans les bras d'anastomose et les méandres. Dans les bras de tressage, il est souvent remplacé par une ormaie basse à *Ulmus minor* dont la strate herbacée est presque inexistante. Ce groupement est lié à des conditions écologiques très particulières : un sol riche en éléments fins et en colloïdes argileux, mais dont les horizons superficiels sont bien aérés, une nappe circulante dans le substratum graveleux à forte amplitude de variation.

c) Les principaux types phytosociologiques (Fig. 5, 6 et 7)

Les corrélations canoniques des premiers facteurs de l'A.F.C. indiquent une relative homogénéité de la végétation. L'île des Molottes présente des potentialités élevées pour la plupart des essences, à l'exception des sites qui s'individualisent par des conditions extrêmes. Les différences sont dues à des variations d'abondance des classes de populations et non à des différences portant sur le caractère présence-absence. Le découpage de l'A.F.C., à partir des variables de structure conduit à individualiser neuf unités phytosociologiques (Fig. 5). Cette partition ne rend pas compte du rôle majeur joué par la population d'*Alnus incana* (répandue de façon régulière dans l'ensemble de l'île) et des combinaisons intermédiaires

Le fait que l'espace vertical ne soit pas saturé par l'implantation de populations ayant un biovolume élevé, l'existence de discontinuités spatiales (distribution en plages éloignées) et les décalages temporels (espèce d'implantation récente comme *Polygonum sachalinense*) indiquent que la couverture forestière va se modifier profondément au cours des années à venir.

La prise en compte des espèces présentes dans la strate arborescente inférieure permet d'affiner cette typologie. Cette strate est constituée par des espèces dominées en voie de disparition (c'est le cas des espèces photophiles appartenant aux genres *Salix* ou *Populus*, et de *Crataegus monogyna*) ou par des espèces d'avenir (*Fraxinus excelsior*, *Quercus robur*, *Acer pseudoplatanus*) dont les effectifs sont en constante progression. Aux types mis en évidence par l'A.F.C. s'ajoutent des types intermédiaires : les saussaies à *Salix alba* ou les Aulnaies à *Alnus incana* en présence de bois durs, par exemple.

AFC 1		AFC 2	
1er Facteur	2e Facteur	1er Facteur	2e Facteur
I : <i>Salix</i> arbustifs	{ A : <i>Salix viminalis</i> et <i>S. triandra</i> B : <i>Salix cinerea</i>		
II : <i>Salix alba</i>	{ C : <i>Populus nigra</i> D : <i>Salix cinerea</i> E : <i>Ulmus minor</i>		
III : <i>Fraxinus excelsior</i> (<i>Salix</i> absents)	{ F : <i>Robinia pseudacacia</i> et <i>Populus nigra</i> G : -----	{ G 1 : <i>Populus nigra</i> G 2 : <i>Corylus avellana</i> et <i>Alnus glutinosa</i>	{ Ga : <i>Ulmus minor</i> Gb : <i>Juglans regia</i>

FIG. 5. — Individualisation des types phytosociologiques à l'aide de deux analyses factorielles des correspondances. Chaque type s'individualise par deux, trois ou quatre populations dominantes.

Phytosociological individualization of types with the correspondence factorial analysis methods. Each type may be characterized by one, two, three or four dominating populations.

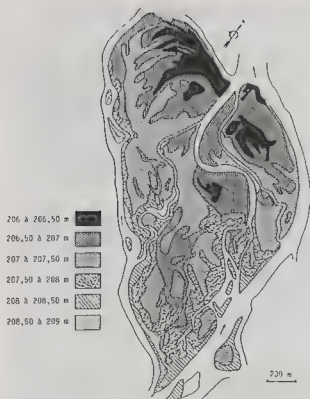


FIG. 6. — Carton hypsométrique de l'île des Molottes.

Hypsometric map of the «Molottes-Isles».

L'île des Molottes se décompose en trois parties (Fig. 6 et 7) :

— la partie inférieure, la plus basse où seuls les peuplements de bois tendres sont représentés. *Alnus incana* est localement dominant dans les saussaies à *Salix alba*. On note la présence sporadique d'individus de *Crataegus monogyna*, *Ulmus minor* et *Quercus robur*. Un peuplement de *Populus nigra* et *Robinia pseudacacia* occupant une bande médiane correspond vraisemblablement à des terrains anciennement exploités. La variété des types physionomiques est moyennement élevée (6) ;

— la partie moyenne s'individualise par la juxtaposition de bois tendres et de bois durs en relation avec une gamme de biotopes très étalée. On remarquera l'invasion des saussaies à *Salix alba* par *Alnus incana* et par les bois durs, la forte représentation de *Salix cinerea*, *Ulmus minor*, *Prunus padus* et *Crataegus monogyna*. Le nombre de types physionomiques est élevé (10) ;

— la partie supérieure. Les saussaies n'existent qu'à l'état d'îlots dans les dépressions (bras de tressage). Les bois durs sont dominants et fortement représentés dans les aulnaies. L'effectif relevé de *Crataegus monogyna* est en rapport avec la présence de zones anciennement exploitées. Le cortège des espèces mésophiles de la forêt de bois durs se diversifie (*Juglans*, *Acer*, *Corylus*, *Tilia*). Le nombre de types physionomiques est moyennement élevé (6).

Il n'y a pas de figures répétitives (plusieurs types adjacents se distribuant en mosaïque) mais la configuration spatiale résulte d'une combinaison de gradients plus ou moins occul-

tés par les particularités écologiques stationnelles. Le gradient amont-aval (des parties les plus hautes aux parties inférieures) correspond à une augmentation des contraintes hydrologiques. Il s'accompagne d'une diminution des effectifs de bois durs. Il correspond également à un gradient temporel. Les populations mésophiles de bois durs à semences lourdes s'implantent sur les sites les plus hauts et, progressivement, gagnent ceux qui ont une altitude inférieure. Dans la partie moyenne, la présence d'une zone basse (Fig. 6) crée une rupture. L'hétérogénéité des dépôts agit également dans le même sens : les épaisses nappes de sables exposées à l'action mécanique du courant sont très attractives pour *Salix alba*, même sur les paliers d'altitude élevée. Le dépôt de limons fins et d'argiles favorise l'implantation des saussaies à *Salix cinerea* et des ormaies à *Ulmus minor* ; sur les replats, une couverture de limons grossiers et de sables fins est très attractive pour *Alnus incana* (LACHET, 1984).

La maille d'échantillonnage retenue ne permet pas de faire apparaître l'hétérogénéité du profil transversal (séquence de bosses, de replats et de creux). L'existence de gradients altitudinaux, s'exprimant sur des segments de quelques mètres de longueur (pentes des levées par exemple), en alternance avec des surfaces planes dont les conditions hydrologiques et pédologiques présentent une relative homogénéité, entraîne la juxtaposition de structures forestières hétérogènes en bandes ayant quelques mètres de largeur non pris en compte dans l'échantillonnage et de structures homogènes occupant plusieurs hectares.

Les liens de parenté entre les types physionomiques cartographiés sur la figure 7 et les groupements végétaux décrits sont les suivants :

— paliers inférieurs — 1 : saussaie à *Salix triandra* et *S. viminalis* (association décrite) ; 2 et 4 : saussaie à *Salix cinerea* et *S. alba* ; saussaie à *Salix alba*, *Alnus incana* et *Alnus glutinosa* (apparentés à la sous-association à *Salix alba* et *Cornus sanguinea*) ; 3 : saussaie à *Salix alba* et *Populus nigra* (sous-association à *Populus nigra* du *Salici-Populetum nigrae*) ;

— paliers intermédiaires — 5 et 6 : aulnaies-saussaies mixtes (groupements vicariants du *Pruno-Fraxinetum* des chenaux d'anastomose) ; 9, 10 et 11 : aulnaie à *Alnus incana* et feuillus divers (apparentés à l'*Equiseto-Alnetum* ou à des groupements de transition vers le *Quercuo-Ulmetum*) ;

— paliers inférieurs — 7 : aulnaie-saussaie à *Ulmus minor* (groupement évoluant vers l'association vicariante du *Pruno-Fraxinetum*, représenté avant les attaques de graphiose par une ormaie basse) ; 12 : groupement de substitution de l'aulnaie à *Fraxinus*, peut-être à la suite d'une exploitation des bois ; 14, 15 et 16 : frênaies à feuillus divers apparentées aux sous-associations du *Quercuo-Ulmetum impatientetorum* et *allietorum*

— autres groupements — 13 : peupleraie à *Robinia pseudacacia* et *Populus nigra* (apparenté au *Fraxino-Populetum fraxinetosum equisetosum*, bien que *Populus alba* soit absent), vraisemblablement à l'emplacement d'une ancienne coupe.

Chacun de ces types physionomiques s'insère, d'autre part, dans une suite de groupements allochroniques qui se relaient lorsque l'exhaussement du substratum par sédimentation augmente la distance entre le niveau du sol et la profondeur de la nappe. Dans un travail précédent (PAUTOU, 1988), nous avons décrit le déroulement de ces séquences en relation avec l'évolution géomorphologique et pédologique des différentes formes de relief.

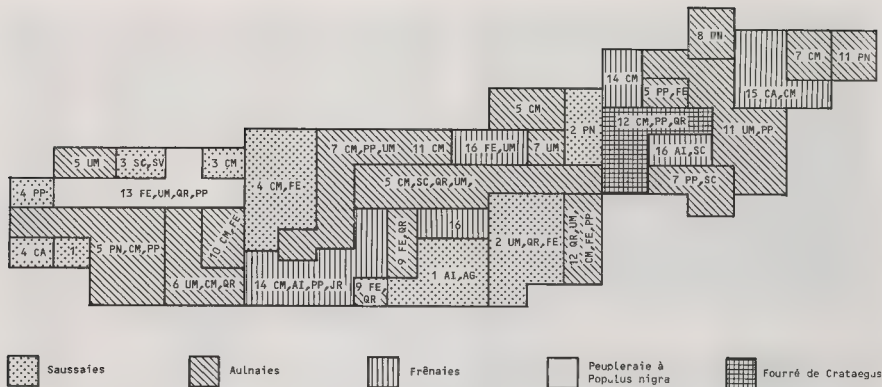


FIG. 7. — Carte des principaux types physonomiques des peuplements forestiers dans l'île des Molottes, à partir de l'analyse des structures.

1, Saussaie à *Salix triandra* et *S. viminalis* — 2, Saussaie à *Salix cinerea* et *S. alba* — 3, Saussaie à *Salix alba* et *Populus nigra* — 4, Saussaie à *Salix alba*, *Alnus incana* et *A. glutinosa* — 5, Aulnaie-Saussaie à *Alnus incana*, *A. glutinosa* et *Salix alba* — 6, Aulnaie-Saussaie à *Salix alba* et *S. cinerea* — 7, Aulnaie-Saussaie à *Ulmus minor*, *Fraxinus excelsior* et *Quercus robur* — 8, Aulnaie à *Alnus glutinosa*, *Ulmus minor*, *Fraxinus excelsior* et *Quercus robur* — 9, Aulnaie à *Alnus incana* et *Prunus padus* — 10, Aulnaie à *Alnus incana* et *Crataegus monogyna* — 11, Aulnaie à *Alnus incana*, *Fraxinus excelsior*, *Ulmus minor* et *Quercus robur* — 12, Fourré de *Crataegus monogyna* — 13, Peupleraie de *Populus nigra* et *Robinia pseudacacia* — 14, Frênaie à *Fraxinus excelsior*, *Populus nigra* et *Quercus robur* — 15, Frênaie à *Fraxinus excelsior*, *Corylus avellana*, *Ulmus minor* et *Quercus robur* — 16, Frênaie à *Fraxinus excelsior*, *Corylus avellana* et *Juglans regia*.

Les lettres indiquent des populations autres que celles utilisées pour nommer le peuplement, bien représentées dans la parcelle : A.I., *Alnus incana*; A.G., *Alnus glutinosa*; C.A., *Corylus avellana*; C.M., *Crataegus monogyna*; F.E., *Fraxinus excelsior*; J.R., *Juglans regia*; P.N., *Populus nigra*; P.P., *Prunus padus*; Q.R., *Quercus robur*; S.C., *Salix cinerea*; U.M., *Ulmus minor*.

Physionomic woodlands of the «Molottes-Isles» (from a structural analysis).

conduit à une juxtaposition de portions de territoire, dont chacune s'individualise par des modifications spécifiques affectant les caractères abiotiques et, partant, les changements de végétation. Les phénomènes de substitution qui s'effectuent de façon progressive par importation de sédiments se superposent aux mouvements propres des populations. Les décalages temporels (espèces ayant commencé à s'implanter dans la partie amont de l'île qui est la plus haute et gagnant lentement la partie aval), les discontinuités spatiales (isolement temporaire des populations à dissémination barochore ou zoochore) s'effacent lentement. Le rapport : surfaces occupées par une population / surfaces présomptivement favorables modifie ; par voie de conséquence, de nombreuses combinaisons biotiques peuvent caractériser chacun des stades composant les différentes séquences.

Dans les îles étudiées, les stades pionniers (stade à *Phragmites australis* et *Typha latifolia* dans les dépressions, stade à *Phalaris arundinacea* et *Tussilago farfara* sur les replats) sont absents. Il en est de même des stades à bois durs parvenus à maturité (*Quercus-Ulmum*). En revanche, les stades post-pionniers sont représentés par une pléthore de combinaisons où *Alnus incana* constitue l'espèce dominante. De plus, nous

avons déjà indiqué que les différentes espèces ligneuses étaient susceptibles de s'implanter dans la presque totalité des biotopes décrits. Cette totipotence conduit donc à augmenter encore davantage le nombre de combinaisons éphémères. Enfin, compte-tenu de l'épaisseur du plancher alluvial (1 à 3 m au-dessus de la ligne d'eau), les interactions entre les processus allogéniques (énergie mécanique de l'eau) et les processus autogéniques (progression ou régression des espèces, compétition) s'expriment de façon complexe ; il est souvent difficile de faire la part des changements en rapport avec les forces extérieures aux groupements de ceux qui ressortissent à la démographie propre des populations. Aussi, observe-t-on un télescopage d'unités de nature, d'origine et d'âge différents, se transformant à des vitesses différentes : les combinaisons constituant un état éphémère peuvent être juxtaposées avec des combinaisons constituant des états durables ; c'est le cas, par exemple, des fourrés de *Crataegus monogyna*. L'obscurité du sous-bois et la libération de tanins par les feuilles en décomposition (VEAN, 1955) peuvent interrompre provisoirement le déroulement de la séquence.

L'approfondissement de la nappe souterraine, consécutif à l'entrée massive d'alluvions dans le complexe insulaire,

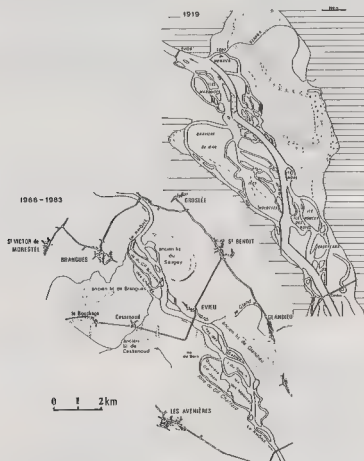


FIG 9. — Le lit ordinaire du Rhône entre 1919 et 1983. On note le phénomène de coalescence qui s'est effectué entre les différents éléments du système par entrée de sédiments (exhaussement des îles et colmatage des bras). (in BRAVARD *et al.*, 1986)

The main channel of the Rhône River between 1919 and 1983. The aggradation of the islands and the filling of the abandoned channels by sediment deposits lead to group islands together.

l'abandon des activités traditionnelles (pâturage, coupes de bois à courte période de révolution) à partir de 1900, l'établissement d'un statut forestier en 1940 devaient favoriser l'implantation des groupements à architecture plus complexe et les populations à longévité élevée : réduction des populations de *Salix hygrophiles* liés à des eaux courantes, mais augmentation des surfaces occupées par les saussaies à *Salix cinerea* liées à des eaux stagnantes ; augmentation dans un premier temps des effectifs de *Salix alba* et réduction dans un deuxième temps au profit d'*Alnus incana* ; progression des effectifs de *Fraxinus excelsior* ; apparition des populations mésophiles de la forêt de bois durs (BRAVARD, AMOROS et PAUTOU, 1986) ; installation d'aunages à *Alnus glutinosa* dans les chenaux colmatés.

b) Les changements depuis 1966

Le suivi des parcelles témoins depuis 1966 et la cartographie diachronique à grande échelle ont permis de confirmer les évolutions en cours et d'en faire apparaître de nouvelles

- Maintien des effectifs d'*Alnus incana* et de *Crataegus monogyna*.

- Extension des populations de *Fraxinus excelsior*, de *Quercus robur*, *Prunus padus* et *Alnus glutinosa*.

- Diminution des effectifs d'*Ulmus minor* (graphiose), de *Salix alba* et de *Populus nigra* (essences photophiles bien représentées dans un système fluvial actif).

- Implantation d'*Acer pseudoplatanus*, *Corylus avellana*, *Acer negundo*, *Tilia cordata* dans les parties hautes de l'île.

- Apparition d'îlots de *Polygonum saccharinense*,

- Extension des populations d'*Allium ursinum*, *Hedera helix*, *Aegopodium podagraria*, *Polygonatum vulgare*, mais diminution des surfaces occupées par *Equisetum hiemale*, *Impatiens glandulifera* et *Solidago gigantea*.

c) Les tendances évolutives (Fig. 10, 11 et 12)

L'analyse des rapports quantitatifs entre les différentes classes de taille apporte des informations supplémentaires sur le devenir des différentes populations à partir de l'état actuel

On peut classer les populations en trois catégories :

● Les populations dont les effectifs se maintiennent ou progressent

- *Alnus incana*. La population se substitue progressivement aux effectifs de *Salix alba*. La classe 3 est bien représentée dans les saussaies de 20 à 30 ans où se trouvent de nombreux individus morts ou en mauvais état sanitaire

- *Fraxinus excelsior*. La classe 1 est représentée de façon homogène dans l'ensemble de l'île. En revanche, les individus appartenant aux classes 2 et 3 sont plus localisés. Ce statut confirme la poussée de *Fraxinus excelsior* depuis une vingtaine d'années. Sur les terrains dénudés sa croissance rapide lui donne l'avantage sur *Alnus incana*.

- *Quercus robur*. Les individus se répartissent dans les trois classes de taille. L'espèce progresse lentement à partir des semenciers. De jeunes individus peuvent s'implanter sur les lisières des saussaies à *Salix cinerea* et des aunages à *Alnus glutinosa*

- *Salix cinerea*. Les classes 1 et 2 comportent de nombreux individus. Le statut confirme la progression de l'espèce dans les bras de tressage colmatés.

- *Prunus padus*. Depuis 1966, l'espèce progresse régulièrement dans les trouées et s'implante dans une large gamme de biotopes.

- *Alnus glutinosa*. La progression est également régulière : nombreux individus dans les classes 1 et 2. L'espèce est associée à *Alnus incana* sur les limons fins.

● Les populations en régression

- *Salix alba*. La présence d'individus appartenant aux classes 1 et 2 dans la partie aval de l'île indique des conditions de régénération favorables, il y a une vingtaine d'années, mais le nombre d'individus morts est élevé.

- *Salix triandra* et *S. viminalis*, espèces faiblement représentées et à faible régénération.

- *Ulmus minor*. La population comporte de nombreux individus dans la classe 1 et peu dans les classes 2 et 3. C'est une conséquence des attaques de graphiose à partir de 1970. La régénération de l'orme est possible sur les marges de la saussaie de *Salix cinerea*. Plusieurs espèces s'installent dans les stations d'*Ulmus* où la mortalité est élevée : *Alnus incana*, *Quercus robur*, *Crataegus monogyna*, *Prunus padus*, *Alnus glutinosa*, *Fraxinus excelsior*.

- *Crataegus monogyna*. Depuis 1966, des peuplements âgés de *Crataegus* sont restés stables. La régénération des essences alluviales semble impossible en sous-bois. L'encerclement des *Crataegus* par des individus de *Quercus robur* conduit à leur disparition ; à l'ombre des chênes, les *Crataegus* dépérissent.

● Les populations susceptibles d'augmenter leurs effectifs

Plusieurs populations comptent un petit nombre d'individus. On distingue trois groupes :

- Des populations mésophiles qui devraient être favorisées par la stabilisation des dépôts et l'aération durable des couches superficielles du sol ; elles peuvent progresser dans les trouées ou régénérer sous des arbres à feuillage léger : *Acer pseudoplatanus*, *Acer platanoides*, *Juglans regia*, *Corylus avellana*, *Tilia cordata*, *Populus alba*.

- Des populations photophiles comme celles de *Rhamnus cathartica*, *Robinia pseudacacia*, *Acer negundo* dont les effectifs augmentent si de larges ouvertures interviennent dans la couverture forestière

- Des populations de nitrophiles comme celles de *Polygonum saccharinense* et de *Sambucus nigra* sur les sols bien pourvus en limons et en colloïdes argileux.

d) Les changements prévisibles après la mise en service du barrage

La mise en service du barrage de Brégnier-Cordon va infléchir les évolutions en cours. Les modifications des conditions écologiques sont les suivantes :

- ralentissement, voire arrêt, des phénomènes de migration latérale du chenal principal et de la genèse de sites neufs ;

- diminution des volumes d'eau, qui vont transiter dans le tronçon court-circuité. Le débit réservé est de 100 m³/s. Cependant, lorsque le débit est supérieur à 1300 m³/s, les

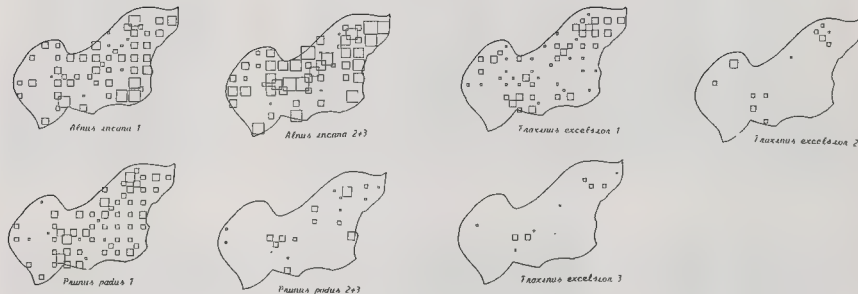


FIG.10. — Carte d'abondance des différentes classes de taille (1ère série).

Classe 1 : diamètre inférieur à 10 cm. Classe 2 : diamètre compris entre 10 et 25 cm. Classe 3 : diamètre supérieur à 25 cm.
Six carrés de taille croissante correspondent au recouvrement des classes 1 et 1 + 2 (moins de 1 % ; de 1 à 5 % ; de 5 à 25 % ; de 25 à 50 % ; de 50 à 75 % ; de 75 à 100 %).
Sept carrés de taille croissante correspondent au nombre d'individus dans les classes 2, 3 et 2 + 3 (1, 2 et 3 ; 4 à 7 ; 8 à 15 ; 16 à 31 ; 32 à 63 ; 64 à 127).

Abundance map of the different size classes (first serie).

eaux sont rejetés dans le Rhône (à l'exception de 200 m³/s qui passent dans le canal de dérivation) ;

— abaissement du niveau de la nappe phréatique de 1 à 1,50 m, sauf dans les parties influencées par un seuil.

On peut prévoir les modifications suivantes, si on prend en compte les exigences ou les tolérances des différentes espèces (LACHET, 1984) et les mouvements de végétation en cours :

— régression des populations herbacées hygrophiles, comme celles de *Carex elata*, *Phalaris arundinacea*, *Phragmites australis* ;

— réduction plus marquée des populations de *Salix* ;

— progression des populations dont l'optimum écologique se trouve dans le collinéen mésophile (*Acer*, *Tilia*, *Corylus*) ;

— introduction probable de *Carpinus betulus* sur les paliers les plus hauts des îles ;

— progression des populations de *Quercus robur* et de *Fraxinus excelsior*.

Les modifications qui vont affecter la démographie des ligneux auront, au cours des prochaines décennies, un effet sur la diversité spatiale. La mise en service du barrage va accélérer l'évolution qui est en cours. Elle provoquera la disparition des groupements dont le maintien est lié à une dynamique fluviale active et au contrôle exercé par des conditions écologiques sévères. En revanche, l'étalement du gradient hydrique par la genèse de situations écologiques nouvelles (paliers supérieurs en rapport avec une nappe plus profonde) s'accompagnera d'une diversification des groupements de bois durs. On peut attendre une multiplication des différents types de frénaises à *Fraxinus excelsior* et *Quercus robur* entre la frénaise inférieure à *Carex pendula* des bras de tressage colmatés et la frénaise supérieure à *Aegopodium podagraria* et *Tilia cordata*. *Carpinus betulus*, présent dans une île du complexe insulaire, pourrait s'implanter dans ces peuplements. Une évolution vers l'*Ulm-Carpinetum* telle que la décrit SCHNITZLER (1988) est à attendre sur les levées de berge et les replats les plus hauts.

La saturation de l'espace après implantation des essences de grande taille à longévité élevée diminuera la diversité des types physiologiques. Elle modifiera également la diversité floristique par raréfaction des populations hygrophiles et mésohygrophiles et augmentation des populations mésophiles (PAUTOU, 1983).

C — DISCUSSION

L'élaboration de scénarios prévisionnels rendant compte des changements de diversité spatiale se heurte à de nombreuses difficultés. Si des phénomènes obéissent à des déterminismes rigoureux, il existe de nombreuses incertitudes. La régression des populations d'*Ulmus minor*, *Salix triandra*, *S. viminalis*, *Crataegus monogyna* semble inéluctable. Les populations de *Salix alba* et d'*Alnus incana* sont également menacées, mais il peut exister des vagues de colonisation éphémères : à la faveur d'épisodes de forte crue, ces espèces peuvent régénérer sur des paliers d'altitude élevée ou sur des levées de berge (PAUTOU, 1983). D'autre part, le saule blanc pourra s'implanter dans des sites qui ne sont plus inondés de façon quasi-permanente : les surfaces concernées se limitent, cependant, à quelques bras de tressage. Le devenir des populations d'*Alnus incana* est incertain.

La progression de *Fraxinus excelsior* est susceptible d'être freinée par l'augmentation des individus de *Tilia cordata*, *Acer pseudoplatanus*, *Corylus avellana* et peut-être ultérieurement par *Carpinus betulus*. PONT (1987) a montré qu'il

existe des périodes creuses ; dans l'île de la Platière, les individus de *Fraxinus sp.* appartiennent à quelques classes d'âge. Des différences considérables de taille s'observent entre des individus ayant le même âge (diamètre 4 à 5 fois plus grand).

Les populations de *Salix cinerea* et d'*Alnus glutinosa* devraient, à plus ou moins longue échéance, ressentir les effets de l'enfoncement de la nappe souterraine. Cependant, dans le cas de sols bien pourvus en limons fins et en argile, les remontées capillaires constituent un facteur de compensation (BESNARD, 1987).

Des conjonctions spatio-temporelles particulières peuvent provoquer une explosion démographique d'essences à dissémination anémochore comme *Populus nigra* ou *P. alba*. Dans la mesure où le complexe insulaire n'est pas saturé par des essences de grande taille, susceptibles de se régénérer dans les trouées ou de remplacer les espèces colonisatrices (PICKETT, 1985 ; PICKETT *et al.*, 1987), l'arrivée de semences exogènes n'est pas à exclure.

Enfin, il faut évoquer les phénomènes de récurrence du fonctionnement ancien. En 1987, les îles furent entièrement inondées, le débit atteignant celui de la crue décennale (1600 m³/s) ; le temps de résidence des eaux de submersion fut cependant beaucoup plus court qu'avant la mise en service de l'usine. On peut se demander quel sera l'effet des crues dans un système où les contraintes hydrologiques sont atténuées, à l'exception de ces périodes paroxysmales.

En fait, les effets cumulés des interventions humaines depuis la construction des digues submersibles en 1880 ont provoqué une « déviation » du système insulaire qui se traduit par un modification irréversible des rapports quantitatifs entre les populations alluviales et par l'émergence de groupements nouveaux qui n'existaient pas auparavant. Ces changements de diversité spatiale posent le problème du choix des interventions. L'objectif peut être le maintien des groupements spécifiques. On peut, ainsi, assurer par une exploitation en taillis le maintien des aulnaies à *Alnus incana* et contrarier la progression des essences de la forêt de bois durs. On peut rechercher le type de diversité spatiale qui est la plus favorable au maintien des effectifs de chevreuils ou des populations d'oiseaux. La difficulté réside dans la hiérarchisation des objectifs : augmentation de la richesse floristique et faunistique, conservation des écosystèmes spécifiques (liés à des contraintes hydrologiques), diversification des chaînes alimentaires, recherche de la productivité primaire ou secondaire la plus élevée...

CONCLUSION

La diversité spatiale qui s'observe actuellement dans le complexe insulaire de Brégner Cordon-Les Avenières est la conséquence d'une modification des modalités d'écoulement des eaux courantes par la construction de digues submersibles en 1880 et par l'instauration d'un statut forestier après 1946 (BRAVARD, AMOROS et PAUTOU, 1986). L'entrée massive de sables fins, de limons et d'argile devant augmenter l'hétérogénéité du complexe et conduire à une juxtaposition de nombreux groupements végétaux. Deux phénomènes vont modifier la diversité spatiale au cours des prochaines décennies :

— L'un interne : les modifications des rapports quantitatifs entre les différentes populations dans un espace non saturé. Il faut envisager une progression des populations de bois durs dont les surfaces présomptivement favorables sont inférieures aux surfaces actuellement occupées (*Fraxinus excelsior*, *Quercus robur*, *Corylus avellana*, *Acer pseudoplatanus*, *Tilia cordata*).



FIG. 11. — Carte d'abondance des différentes classes de taille (2ème série).

Abundance map of the different size classes (2nd serie).

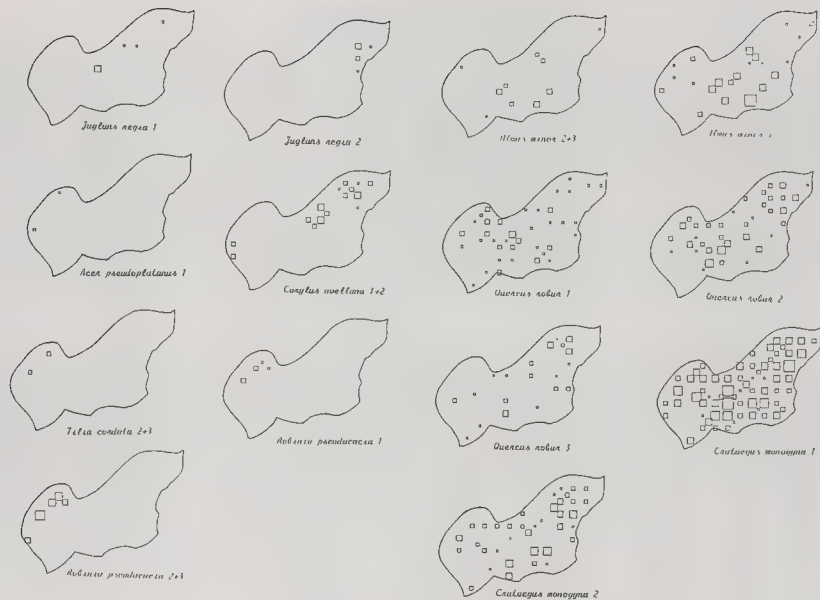


FIG. 12. — Carte d'abondance des différentes classes de taille (3ème série).
Abundance map of the different size classes (3rd serie)

— L'autre externe aux peuplements : la diminution des contraintes (instabilité, submersion, anoxie), mais également des ressources (remontées capillaires interrompues lorsque la nappe phréatique s'enfonce dans le substratum graveleux) après la mise en service du barrage de Brégnier-Cordon (sauf dans la partie influencée par le seuil).

Il existe de nombreuses incertitudes concernant les changements de diversité spatiale susceptibles d'intervenir.

Le nombre d'espèces forestières qui ne sont pas des phréatophytes mais sont capables de s'implanter n'est pas connu. Il est difficile de faire des prévisions à plus long terme et d'évaluer la part que pourrait jouer des populations extérieures aux peuplements alluviaux. CARBIENER (1979, 1983), CARBIENER *et al.* (1987) ont montré que la forêt de bois durs est restée stable pendant plus d'un siècle après la construction des digues du 19^{ème} siècle, bien qu'étant hors-inondation. Les travaux de WEST et de SHUGART (1984) montrent que des conjonctions spatio-temporelles particulières ou les effets cumulés de situations climatiques ou hydrologiques extrêmes peuvent perturber fortement les flux démographiques.

BIBLIOGRAPHIE

- AIN, G., GILOT, B., NEUBURGER, M.C., PAUTOU, G., TART, J. & THOMAS, J., 1973. — *Étude écologique des anciens lits du Rhône entre le confluent de Guers et le confluent de l'Ain*. Bot. et Biol. Vég., Grenoble I : 75 p.
- AMOROS, C., BRAVARD, J.P., REYGROBELLET, J.L., PAUTOU, G. & ROUX, A.L., 1988. — Les concepts d'hydrosystème et de secteur fonctionnel dans l'analyse des systèmes fluviaux à l'échelle des écosystèmes. *Bull. Ecol.*, 19 : 531-546.
- AUDA, Y., 1983. — *Rôle des méthodes graphiques en analyse des données : application au dépouillement des données écologiques*. Thèse, Lyon : 120 p.
- BARBAULT, R., 1981. — *Écologie des populations et des peuplements*. Paris, Masson : 200 p.
- BACHACOU, J. & CHESSEL, P., 1979. — Étude des structures spatiales en forêt alluviale rhénane. Dispersion interspécifique et analyse des correspondances. *Oecol. Plant.*, 14 : 371-388.
- BAUDRY, J. & BAUDRY-BUREL, F., 1982. — La mesure de la diversité spatiale. Relations avec la diversité spécifique. Utilisation dans les évaluations d'impact. *Acta Oecologica, Oecol. Appl.*, 3 : 177-190.
- BESNARD, G., 1987. — *Écophysiologie de trois essences alluviales et contribution de la nappe phréatique à leur alimentation en eau dans les forêts riveraines du Haut-Rhône français (Alnus incana L., Moench, Fraxinus excelsior L., Salix cinerea L.)*. Thèse, Bot. et Biol. Vég., Grenoble I : 123 p. et annexes.
- BLONDEL, J., 1979. — *Biogéographie et écologie*. Paris, Masson : 173 p.
- BRAVARD, J.P., 1983. — Une auto-capture du Rhône par déversement dans les Basses Terres du Bas-Dauphiné (Isère, Ain). *Rev. Géogr. Lyon*, 58 : 369-381.
- BRAVARD, J.P., 1983. — Les sédiments fins des plaines d'inondation dans la vallée du Rhône : approche qualitative et spatiale. *Rev. Géogr. Alpine*, 71 : 363-379.
- BRAVARD, J.P., 1987. — *Le Rhône du Léman à Lyon*. Ed. La Manufacture : 451 p.
- BRAVARD, J.P., AMOROS, C. & PAUTOU, G., 1986. — Impact of civil engineering works on the successions of communities in a fluvial system : a methodological and predictive approach applied to a section of the upper Rhône River (France). *Oikos*, 47 : 92-111.
- CARBIENER, R., 1970. — Un exemple de type forestier exceptionnel pour l'Europe occidentale : la forêt du lit majeur du Rhin au niveau du fossé rhénan. *Vegetatio*, 20 : 97-148.
- CARBIENER, R., 1974. — Le Rhin et l'Alsace. Histoire de l'évolution des rapports entre l'homme et un grand fleuve. *Bull. Soc. Industr. Mulhouse*, n°757 : 61-69.
- CARBIENER, R., 1980. — De quelques aspects phytosociologiques, écologiques et de gestion des complexes forestiers alluviaux des grands fleuves d'Europe. *Communic. Coll. Intern. Forêts Alluviales Européennes*, Strasbourg.
- CARBIENER, R., 1983. — Le grand nord central d'Alsace : écologie et évolution d'une zone humide d'origine fluviale rhénane. *Bull. Ecol.*, 14 : 249-277.
- CARBIENER, R., DILLMANN E., DISTER E., SCHNITZLER A., 1987. — Variations de comportement et vicariances écologiques d'espèces ligneuses en zone inondable : l'exemple de la plaine du Rhin. *Actes du Colloque «Crues et inondations»* (genèse, méthodes d'étude, impacts et préventions), Strasbourg : 237-259.
- CHEVIRON, D., 1985. — *Essai d'introduction des méthodes numériques dans l'étude de la structure des groupements forestiers. Applications à deux types de forêts alluviales en plaine d'Alsace*. Thèse, Lyon : 131 p.
- DUVIGNEAUD, P., 1974. — *La synthèse écologique*. Paris, Doin : 296 p.
- HOFF, M., 1978. — *Succession et sylvestre dans deux séries de végétation en Alsace*. Thèse 3^{ème} Cycle, Strasbourg.
- LACHET, B., 1984. — *Approche statistique des relations entre variables écologiques et floristiques dans la vallée du Haut-Rhône français*. Thèse État, Bot.-Biol. Vég., Grenoble I : 187 p.
- LEPART, J. & ESCARRE, J., 1983. — La succession végétale, mécanismes et modèles : analyse bibliographique. *Bull. Ecol.*, 14 : 133-178.
- MOONEY, H.A. & GOODREM, M., 1983. — Disturbance et écosystèmes. Components of response. Springer Verlag : 292 p.
- OBERDORFER, E., 1957. — *Süddeutsche Pflanzengesellschaften*. Gustav Fischer, Jena, 563 p.
- ODUM, E., 1976. — *Écologie*. Paris, Doin : 254 p.
- PAUTOU, G., 1975. — *Contribution à l'étude écologique de la plaine alluviale du Rhône entre Seyssel et Lyon*. Thèse Sciences, Bot. Biol. Vég., Grenoble I : 375 p.
- PAUTOU, G., 1983. — Répercussions des aménagements hydro-électriques sur le dynamisme de la végétation. l'exemple du Haut-Rhône français. *Rev. Géogr. Alpine*, LXXI : 331-342.
- PAUTOU, G., 1988. — Perturbations anthropiques et changements de végétation dans les systèmes fluviaux. L'organisation du paysage fluvial rhodanien entre Genève et Lyon. *Doc. Cartogr. Ecol.*, XXXI : 73-96.
- PAUTOU, G., THOMAS, J., AIN, G., MERIAUDEAU, R., GILOT, B. & NEUBURGER, M.C., 1982. — *Étude écologique des lacs du Rhône entre Seyssel et Lyon. Organisation opérationnelle de la démonstration*. Bot. Biol. Vég., Grenoble I : 54 p., 1 carte h.t.
- PAUTOU, G., MERIAUDEAU, R., GILOT, B., THOMAS, J. & AIN, G., 1976. — Le lit du Rhône à la sortie du Jura : formation des lacs, évolution de la végétation, genèse de biotopes larvaires à moustiques. *Rev. Géogr. Alpine*, LXIV : 289-309.
- PAUTOU, G., GIREL, J., LACHET, B. & AIN, G., 1979. — Recherches écologiques dans la vallée du Haut-Rhône français. *Doc. Cartogr. Ecol.*, XXII : 1-63, 2 cartes coul. h.t.
- PAUTOU, G. & BRAVARD, J.P., 1982. — L'incidence des activités humaines sur la dynamique de l'eau et l'évolution de la végétation dans la vallée du Haut Rhône français. *Rev. Géogr. Lyon*, 87 : 63-79.
- PAUTOU, G. & DECAMPS H., 1985. — Ecological interactions between the fluvial forests and hydrology of the Upper Rhône. *Archiv. für Hydrobiologie*, 104 : 13-37.

- PAUTOU, G., DECAMPS, H., AMOROS, C. & BRAVARD J.P., 1985. — Les successions végétales dans les corridors fluviaux ; l'exemple de la vallée du Rhône entre Genève et Lyon. *Bull. Ecol.*, 16 : 203-212.
- PAUTOU, G., GIREL, J. & MAMAN, L., 1985. — *Le rôle des processus allogéniques dans le déroulement des successions végétales : l'exemple de la plaine alluviale du Rhône entre Genève et Lyon*. Coll. phytosociol., XIII «végétation et Géomorphologie» 655-668.
- PETTS, G.E., 1984. — *Impounded rivers. Perspectives for ecological management*. Ed. Johan Wiley and Sons (Chichester, New-York, Brisbane, Toronto, Singapore) : 326 p.
- PICKETT, S.T.A. & WHITE, P.S., 1985. — *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press; 472 p.
- PICKETT, S.T.A., COLLINS, S.L. & ARMESTO, J.J., 1987. — Models, mechanisms and pathways of succession. *The Botanical Review*, 53 : 335-371.
- PONT, B., 1987. — *La végétation alluviale de l'île de la Platière (Isère-Ardeche) : état actuel et dynamique*. Rapport, Bot.-Biol Vég., Grenoble I : 74 p., fig., tabl.
- SCHNITZLER, A., 1988. — *Typologie phytosociologique, écologie et dynamique des forêts alluviales du complexe géomorphologique ellorhénan (plaines rhénane centrale d'Alsace)*. Thèse d'Etat, Strasbourg : 485 p ; bibliographie et annexes, 149 p.
- SHUGART, H.H., 1984. — *A theory of forest dynamics. The ecological implications of forest succession models*. Springer Verlag : 278 p.
- VEAN, Mc D.N., 1955. — Ecology of *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn , seed germination and distribution. *J. Ecol.*, 43 : 61-71.
- WEST, D.C., SHUGART, H.H. & BOTKIN, D.B , 1981. — *Forest succession. Concepts et application*. Springer Verlag : 517 p.
- WUILLOT, J., 1986. — *Variabilité spatiale et état de référence de la Végétation de l'île des Molottes (Haut-Rhône français)*. D.E.A «Analyse et Modélisation des Systèmes biologiques», Lyon-Grenoble : 15 p.
- YON, D. & TENDRON, G., 1980. — *Les forêts alluviales en Europe, élément du patrimoine naturel international*. Conseil de l'Europe, Strasbourg : 76 p.

DISTRIBUTION DU CHEVALIER GUIGNETTE (*ACTITIS HYPOLEUCOS*) ET DE L'OMBRE COMMUN (*THYMALLUS THYMALLUS*) LE LONG DES RIVIÈRES DE FRANCE ET D'EUROPE*

par Jean ROCHÉ

Laboratoire d'écologie Faculté des Sciences «Mirande», BP 138 — 21004 DIJON

MOTS-CLÉS : Rivières - Zonation - Indicateurs écologiques - Oiseaux - Poissons - Biogéographie.

KEY-WORDS : Rivers - Zonation - Ecological indicators - Birds - Fishes - Biogeography

RÉSUMÉ (Travail original)

Le long des rivières, HUET (1949) a distingué quatre zones piscicoles auxquelles nous proposons d'associer quatre zones ornithologiques. La généralisation de cette analogie à l'Europe entière est limitée ici à la zone à Ombre (*Thymallus thymallus*) correspondant dans notre typologie à celle du Chevalier guignette (*Actitis hypoleucos*). Tiré de nos recherches et de travaux antérieurs ce parallèle fait apparaître de grandes similitudes entre les deux espèces, à différentes échelles de perception : bonne concordance en France des rivières et secteurs de rivières occupés (caractérisés par une dynamique fluviale du type «irres-sage»), semblables répartitions en Europe, homogénéité des genres *Actitis* et *Thymallus* dans le domaine Holarctique contrastant fortement avec la diversité générique, spécifique et subs spécifique de leur famille respective (Scolopacidae et Salmonidae). La recherche d'analogies semblables entre zone à Ombre et zone à Guignette est suggérée dans le Néarctique où les genres *Actitis* et *Thymallus* sont peu différenciés et coexistent également.

SUMMARY (Original scientific paper)

Distribution of Common Sandpiper (Actitis hypoleucos) and Grayling (Thymallus thymallus) along french and european watercourses

Along rivers, a general analogy between fish zonation, as defined by HUET (1949), and an ornithological scheme is possible, but limited in this paper to the Grayling (*Thymallus thymallus*) zone characterized in our typology by the Common Sandpiper (*Actitis hypoleucos*). Great similarities between these two species are pointed out from previous work and our own research. French inhabited rivers and river sections are frequently the same (and characterized by a braided river channel pattern). In Europe both species show fragmented by similar areas. Holarctic comparison pointed out the problem of *Actitis* and *Thymallus* speciation : both genus are strongly homogeneous despite the great generic, specific and subspecific variability of their respective families (Scolopacidae and Salmonidae). This would suggest to look for such an analogy in the Nearctic, where other *Actitis* and *Thymallus* coexist

INTRODUCTION

Les peuplements de poissons des rivières sont bien connus aujourd'hui particulièrement depuis que HUET (1949) a schématisé la succession des espèces de l'amont vers l'aval en 4 zones successives à *Salmo trutta*, *Thymallus thymallus*, *Barbus barbus* et *Abramis brama*. De récentes recherches dans les bassins de la Saône et du Doubs ont montré que l'on pouvait dresser une zonation équivalente pour les oiseaux aquatiques nicheurs (ROCHÉ et FROCHOT, 1989) avec les zones à *Cinclus cinclus*, *Actitis hypoleucos*, *Sterna* sp. et *Fulica atra*. Cette analogie entre zones piscicole et ornithologique mériterait d'être confirmée à l'échelle de l'Europe. Nous nous proposons ici d'envisager seulement la généralisation du modèle «zone à Ombre - zone à Guignette».

Le Chevalier guignette (*Actitis hypoleucos*) est une espèce encore mal connue pour diverses raisons : rareté des preuves certaines de reproduction, dispersion des sites de nidification et morcellement de l'aire en Europe de l'ouest (Scandinavie exceptée), faculté de l'espèce à occuper des milieux nouveaux (canaux, gravières en eau, barrages à niveau variable), mais souvent de manière épisodique. De tels problèmes se rencontrent aussi chez l'Ombre commun (*Thymallus thymallus*) dont la répartition est vaste, mais surtout capricieuse, ce qui valut à la typologie de HUET de fréquentes critiques. La comparaison des zones à Ombre et à Guignette va nous permettre de tester la validité d'un schéma plus général de zonation écologique des rivières. Mais elle conduit aussi à des problèmes d'ordre biogéographique. Nous nous placerons donc à trois échelles successives de perception (rivière, pays, continent) en essayant d'analyser les problématiques adaptées à chacune d'elles, suivant en cela une démarche récemment développée par BLONDEL (1986).



FIG. 1. — Concordance des tronçons de rivière occupés par l'Ombre commun (*Thymallus thymallus*) et le Chevalier guignette (*Actitis hypoleucos*) le long de la Loire et de l'Allier (données de Guignette, d'après BRUGIERE, comm. pers. et Centrale Ornithologique C.O.R.A., Lyon. Données d'Ombre d'après PERSAT *et al.*, 1978 et S.E.P.N.M.C., 1982).

Reaches of river Loire and Allier inhabited by Grayling (*Thymallus thymallus*) and Common sandpiper (*Actitis hypoleucos*). (C. sandpiper datas from BRUGIERE pers. comm. and C.O.R.A. Lyon; Grayling datas from PERSAT *et al.* 1978, and S.E.P.N.M.C. 1982)

1. LE CONSTAT

1.1. PLACE DES ESPÈCES DANS LE GRADIENT AMONT-AVAL

Une recherche sur les oiseaux nicheurs des cours d'eau des bassins de la Saône et du Doubs nous a permis de soupçonner l'existence d'une concordance des secteurs de rivière occupés par la Guignette et par l'Ombre (ROCHÉ, 1986). L'oiseau étant rare dans la région, nous avons cherché un meilleur terrain de comparaison avec la Loire et l'Allier où les deux espèces sont abondantes (SEPNC, 1982). Le long de ces rivières, leurs répartitions coïncident assez bien (Fig. 1). L'amplitude d'habitat de la Guignette paraît toutefois un peu plus étendue que celle de l'Ombre, surtout vers l'aval.

1.2. RÉPARTITION FRANÇAISE

Les aménagements récents des cours d'eau ont perturbé la répartition de la Guignette et de l'Ombre en France. Les gravières en eau (C.O.C.A., 1982), FROCHOT, comm. pers.) les barrages à niveau variable (BRUGIERE, comm. pers.), les canaux (DUBOIS et MAHEO, 1986; CRETIN, comm. pers.) sont autant de milieux artificiels récents ayant servi ici ou là pour la nidification de la Guignette parfois loin des aires traditionnelles de reproduction; de même, des déversements en vue de la pêche ont introduit l'Ombre dans des bassins hydrographiques inconnus auparavant pour l'espèce (La Seine par exemple). Inversement, la chasse pour l'une, la pêche pour l'autre et les rectifications et pollutions nombreuses des rivières ont restreint leur distribution. Aussi, pour plus de rigueur, nous comparerons leurs aires naturelles. La Figure 2B est la carte, rivière par rivière, des sites naturels, anciens ou récents, dans lesquels la reproduction de la Guignette a été prouvée de manière certaine (ou très probable). Cette carte contient des données aussi anciennes que celles de LACORDAIRE, en 1877 (*in* PIOTTE, 1984) et MARCONNET, 1899 (DE LA COMBLE, comm. pers.) et aussi récentes que celles de VAN ZURK et de LEBRETON en 1980 ou de SARDIN en 1984. Elle ne contient pas les quelques cas de reproduction prouvés hors des rivières dans des sites très souvent artificiels. On y trouve donc rassemblées les données de deux synthèses antérieures (SPITZ, 1963 et DUBOIS et MAHEO, 1986) et de leurs sources bibliographiques ainsi que celles aimablement communiquées par le Centre Ornithologique Auvergne (D. BRUGIERE), le Groupe Naturaliste de Franche-Comté (J. FRANÇOIS), le Centre Ornithologique Rhône-Alpes, et G. OLIOSSO pour la Provence.

A cette échelle, le contraste est frappant entre la très grande densité du réseau hydrographique français (environ 250.000 km, ZWIRN et LOGIE, 1981) et le petit nombre et la brièveté des parcours de rivières occupés par la Guignette (environ 1.000 à 2.000 km, soit 5 à 10 %). Cette répartition coïncide bien avec celle que PERSAT *et al.* (1978) a proposé pour l'Ombre au début du siècle (Fig. 2A). La plupart des grandes rivières à Guignette connaissent ou ont connu des populations d'Ombre: Moselle, Rhin, Ognon, Doubs, Loue, Ain, Haut-Rhône, Arve, Isère, Arc, Romanche, Gard, Loire, Allier, Sioule, Vienne. On notera qu'un examen détaillé permet de percevoir encore à cette échelle la concordance des zones et la différence d'amplitude d'habitat des deux espèces le long des cours d'eau communs.

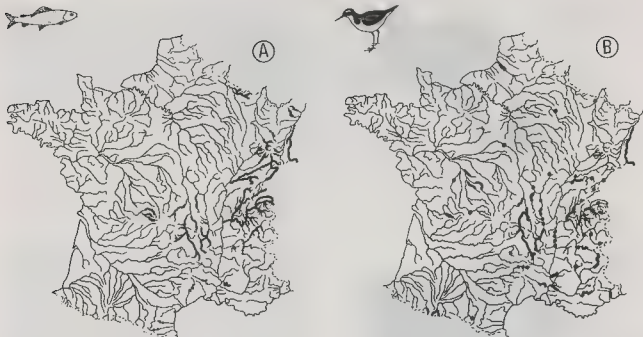


FIG. 2 — Répartition géographique naturelle des deux espèces en France :

- A) Ombre commun vers 1900 (d'après PERSAT *et al.*, 1978).
 — présence certaine ... présence probable
- B) Chevalier guignette (fin du XIX^{ème} à fin du XX^{ème} siècle).
 — population nicheuse régulière ... sites de nidification plus ou moins réguliers et isolés.

(source des données dans le texte).

Distribution of the two species in France

- A) Grayling (around 1900) (from PERSAT *et al.*, 1978)
 — occurs certainly ... occurs probably
- B) Common sandpiper (end of XIXth to end of XXth century)
 — regular breeding population ... isolated and non regular breeding population.
 (for data sources, see text)

1.3. RÉPARTITION EUROPÉENNE

L'Ombre et la Guignette ont une distribution très vaste. La première s'étend de la Scandinavie à l'Oural (PERSAT *et al.*, 1978), la seconde également mais atteint le Kamtchaka (CRAMP, 1977). Ces aires se morcellent fortement vers le sud-ouest, ce qui traduit l'appartenance de l'oiseau et du poisson au domaine boréal (Fig. 3A et B). En Europe de l'ouest, les deux populations ont un noyau important dans l'Arc alpin (depuis les Alpes Dynariques jusqu'aux Alpes de Haute Provence), et de plus petits noyaux dans les Carpates, le Jutland, le centre et le sud de la France. Sur la frange la plus occidentale de leur aire, les différences sont plus accusées : présence de l'Ombre en Angleterre, et de la Guignette en Ecosse, Irlande, péninsule Ibérique

2. INTERPRÉTATION DES FAITS

2.1. A L'ÉCHELLE DE LA RIVIÈRE

Un des problèmes soulevés est celui de la sélection de l'habitat. Le long des rivières les facteurs du milieu (vitesse du courant, granulométrie du substrat...) sont très corrélés entre eux et, dans la zone à Ombre et Guignette, ils sont de surcroît variables dans le temps et dans l'espace en raison des caprices du régime des eaux. C'est pourquoi les travaux ornithologi-

ques, notamment ceux du Waterway Bird Survey en Grande-Bretagne n'ont pas réussi à isoler les principaux facteurs de l'habitat de la Guignette (MARCHANT *et* HYDE, 1980 ; ROUND *et* MOSS, 1984). Si Ombre et Guignette occupent des tronçons semblables de rivières, ceci tient probablement au fait que toutes les deux sélectionnent leur habitat non pas sur un seul facteur du milieu particulièrement limitant (comme la présence de berges abruptes friables pour le nid chez *Alcedo atthis* ou *Riparia riparia*), mais sur un complexe de facteurs dont elles ont une perception à une échelle assez voisine. L'image la plus caractéristique de ce biotope est celle d'une rivière pratiquant le «tressage» modèle de dynamique fluviale décrit par les géomorphologues (LEOPOLD *et* WOLMAN, 1957). Ce type fluvial très instable présente de nombreux chenaux à courant et à niveau variable, ménageant entre eux des îles de galets et graviers remaniés tous les ans sur lesquelles se développe une végétation très clairsemée d'herbes et parfois de saules. Cette physionomie de rivière est favorable à la fois à la nidification de la Guignette (végétation) et à la fraie de l'Ombre (substrat). Elle paraît favorable également à l'alimentation de l'Ombre qui se nourrit beaucoup d'insectes réophiles comme les Éphémères (MUUS *et* DAHLSTROM, 1981) mais moins à celle de la Guignette au régime très varié (Coléoptères, Diptères, Lépidoptères... d'après CRAMP 1977, *et* GEROUDET 1983). Cette physionomie s'observe habituellement dans le cours moyen des rivières entre la zone torrentielle et la zone de méandrage, ce qui explique la répartition des deux espèces le long du gradient. La zone de «tressage» est quelquefois réduite à une confluence deltaïque (BRAVARD, 1988) et fournit alors des sites très ponctuels de reproduction de la Guignette



FIG. 3 — Répartition géographique naturelle de l'Ombre commun (d'après PERSAT *et al.*, 1978) et du Chevalier Guignette (d'après CRAMP, 1977) en Europe.

Distribution of Grayling (from PERSAT & *al.* 1978) and Common sandpiper (from CRAMP & *al.* 1977) in Europe.

(ERARD, 1962 ; PONCY, 1936). La reproduction de cet oiseau dans des milieux artificiels s'observe aussi lorsque les conditions d'instabilité de son habitat s'y retrouvent : niveau variable de certains barrages et lacs (FROCHOT et HORTIGUE, 1968), succession végétale sur des gravières en eau (FROCHOT, comm. pers.).

Ombre et Guignette caractérisent ainsi la dynamique d'écosystèmes aquatiques jeunes ou sans cesse rejoints.

2.2. A L'ÉCHELLE DU PAYS

La problématique consiste ici à identifier les causes et les processus de colonisation de l'espace. Pour la Guignette comme pour l'Ombre, les glaciations paraissent avoir joué un rôle de premier plan. Au quaternaire des calottes glaciaires successives couvrent l'une après l'autre la Scandinavie et le nord de l'Europe, bastions actuels des populations d'Ombre et de Guignette. On peut penser qu'au cours des Plénigl-

ciaires le Chevalier a été refoulé vers le sud et a constitué les populations ibériques et pyrénéennes que nous connaissons encore aujourd'hui. L'Ombre aurait profité de ces périodes d'abaissement du niveau marin pour coloniser de nouveaux bassins hydrographiques en Angleterre (depuis le Rhin) et en Languedoc-Roussillon (depuis le Rhône) (PERSAT *et al.*, 1978) sans atteindre pour autant l'Espagne et l'Ecosse. Ainsi, les différences de répartition de ces espèces dans l'extrême ouest paléarctique témoignent plus des aptitudes de chacune d'elles à coloniser l'espace, que des véritables différences écologiques régnant dans ces régions.

2.3. A L'ÉCHELLE DU CONTINENT

L'un des problèmes soulevé à cette échelle est celui de la spéciation (BLONDEL, 1986). La position taxonomique de l'Ombre et de la Guignette présente quelques analogies. Dans le monde, il n'existe que deux *Actitis*, d'ailleurs très voisins (*A. hypoleucos* dans le Paléarctique et *A. macularia* dans le Néarctique) (PRATER *et al.*, 1977) et cinq *Thymallus* (MUUS et DAHLSTROM, 1981). De plus, *Actitis hypoleucos* et *Thymallus thymallus* sont monotypiques.

Enfin les variations morphométriques sont faibles pour l'oiseau (PRATER *et al.*, 1977 ; CRAMP *et al.*, 1978) comme pour le poisson (JANKOVIĆ, 1962 et OLIVA, 1974 in PERSAT *et al.*, 1978). Cette homogénéité des genres *Actitis* et *Thymallus* pose un problème car elle contraste fortement avec la grande variabilité générique, spécifique et subspecific des familles auxquelles ils appartiennent (Tabl. I). Nous envisagerons deux hypothèses. La première est que les genres *Actitis* et *Thymallus* sont récents et n'ont eu guère de temps pour différencier beaucoup d'espèces. C'est peu vraisemblable pour *Thymallus* dont on connaît des sites fossiles au Miocène à une époque où les autres genres de Salmonidés semblent se différencier également (GRASSE, 1958). En revanche cela est plus plausible pour la Guignette. Les vrais Chevaliers (*Tringa sp.*) sont en effet connus à l'état de fossiles dès l'Éocène alors que beaucoup d'autres genres ne se différencient que durant le Miocène et le Pliocène (LARSON, 1957). La parenté d'*Actitis* avec *Xenus* et *Heteroscelus* (WITHERBY, 1940 in LARSON, 1957) genres eux-mêmes peu diversifiés (respectivement une et deux espèces dans le monde) plaide encore pour cette hypothèse. Cependant *Xenus* et *Heteroscelus* sont avec *Actitis* parmi les rares Limicoles nicheurs le long des rivières. Aussi une seconde hypothèse pourrait être que ces quelques Limicoles de même que le genre *Thymallus* sont le fruit d'une pression de sélection très forte à laquelle seuls des taxons au potentiel génétique suffisamment diversifié pouvaient répondre. Quelles en seraient les causes ? La compétition interspécifique est plausible dans cette partie des rivières où ces oiseaux et ces poissons sont pratiquement les seuls de leur famille.

Une autre raison pourrait être l'existence de conditions de milieu très difficiles dans ces tronçons de rivières pour assurer la survie des populations : régime des eaux très instable, brièveté de ces secteurs isolés entre les zones torrentielles et potamiques toutes les deux plus étendues. Quoi qu'il en soit, l'approche à l'échelle continentale nous incite à transposer cette comparaison à d'autres régions. L'Amérique du nord, le Canada particulièrement, se prêterait à de telles recherches d'autant plus que sur ce continent les genres *Actitis* et *Thymallus* n'ont différencié, comme en Europe, qu'un petit nombre d'espèces.

TABLEAU I

Comparaison de la diversité spécifique et subsécifique chez *Actitis* et *Thymallus* par rapport à celle d'autres genres proches de leur famille respective.

- * D'après PRATER et al. (1977)
 ** D'après GRASSE (1958)
 *** D'après MUUS et DALHSTROM (1981)

Comparison of subspecific and specific diversity through Scolopacidae and Salmonidae, the respective family of the two genus studied, *Actitis* and *Thymallus*

- * From PATER & al. (1977)
 ** From GRASSE (1958)
 *** From MUUS & DAHLSTROM (1981)

	SCOLOPACIDÉS*					SALMONIDÉS	
	Famille (moyenne)	<i>Tringa</i>	<i>Numenius</i>	<i>Limosa</i>	<i>Actitis</i>	<i>Thymallus</i> *** (Monde entier)	<i>Coregonus</i> ** (Suisse)
Nb. espèces par genre	3,23	10	8	4	2	5	24 espèces
Nb sous espèces par espèce	1,45	1,60	1,50	1,75	—	Aucune chez <i>T. thymallus</i>	sous espèces et formes

CONCLUSION

La comparaison de l'écologie et de la biogéographie d'un oiseau et d'un poisson n'est pas facile a priori mais s'est révélée, ici, fructueuse car elle soulève diverses questions d'écologie fondamentale et appliquée. Sur un plan théorique ce travail incite à chercher d'autres descripteurs de la zone à Ombre et à Guignette, notamment dans les régions où ces espèces n'existent pas, et de nouveaux descripteurs pour les autres zones ornithologiques (zones à Cincle, à Sternes, à Foulque). D'autre part, l'Ombre et la Guignette ne fréquentent pas exclusivement les rivières mais parfois aussi les lacs. Une étude d'écologie comparée de la reproduction en eau vive et en eau stagnante chez ces deux espèces spécialisées pourrait peut-être nous renseigner sur les mécanismes d'adaptation au milieu (comportement, dynamique de la reproduction...). Sur un plan pratique ces espèces, modèles certes schématiques, ont au moins l'intérêt de caractériser des paysages fluviaux complexes, difficiles à décrire. Elles nous révèlent la dynamique de tronçons de rivières au régime particulièrement instable (zone de «tressage»). Plus que de simples espèces indicatrices (telles qu'elles sont définies par exemple dans BLANDIN, 1986) ce sont de véritables descripteurs de fonctionnement (au sens de BOURNAUD et AMOËROS, 1984) des systèmes aquatiques. Elles nous renseignent sur le caractère instable des milieux d'eaux courantes mais aussi d'eaux calmes où elles se rencontrent plus rarement. Ces descripteurs sont d'autant plus utiles que l'on sait dans quel gradient écologique (amont/aval) ils s'intègrent. Ils pourraient être employés pour apprécier non seulement l'impact d'activités qui perturbent gravement la dynamique fluviale (barrages, extraction de graviers, endiguements...) mais aussi le sens de la perturbation. A titre d'exemple, de nombreux auteurs ont signalé la raréfaction de la nidification de la Guignette à la suite de la création des barrages (BEAUD et BEAUD, 1979, GEROUDET, 1984...). Une étude quantitative et cartographique le long de grands cours d'eau soumis à

de vastes aménagements régulateurs du régime (barrages écrêteurs de crue ou soutiens d'étiage le long de la Loire, de l'Allier...) permettrait sans doute de préciser l'impact de cette stabilisation dans l'espace et dans le temps (évolution des zones à Ombre/Guignette vers des zones à Barbeau et Sternes voire Brème et Foulque ?).

L'utilisation du couple Ombre/Guignette pourrait trouver d'autres applications : choix de sites pour l'introduction de l'Ombre en vue de la pêche (dans les zones de nidification de la Guignette), inventaire de populations de Guignettes par prospection systématique des zones à Ombre (en France par exemple où l'espèce, protégée, est réduite à une population de quelques centaines de couples). Ces 2 espèces faciles à identifier, plus délicates à dénombrer mais largement répandues en Europe, se prêtent néanmoins au suivi de la qualité des cours d'eau.

Remerciements

Je remercie sincèrement MM. Michel BOURNAUD, Camille FERRY, Bernard FROCHOT, Bernard LECLERQ, et Henri PERSAT qui m'ont fait part de leur point de vue et ont apporté à ce texte les critiques qu'il méritait.

BIBLIOGRAPHIE

- BEAUD, P. & BEAUD, E., 1979. — Le Chevalier guignette, *Actitis hypoleucos*, nicheur régulier sur la Sarne. *Nos oiseaux*, 35: 64-70.
 BLANDIN, P., 1986. — Bioindicateurs et diagnostic des systèmes écologiques. *Bull. Ecol.* 17 (4): 257-267.
 BLONDEL, J., 1986. — *Biogéographie évolutive*. Masson, Paris : 221 p.

- BOURNAUD, M. & AMOROS, Cl., 1984. — Des indicateurs biologiques aux descripteurs de fonctionnement : quelques exemples dans un système fluvial. *Bull. Ecol.*, 15 (1) : 57-66.
- BRAVARD, J.P., 1988. — Les confluences rhodaniennes : de la dynamique holocène aux changements contemporains. *Bull. Assoc. Géogr. Française*, 1 : 9-22.
- C.O.C.A., 1982. — Hivernage 1978-1979, migration pré-nuptiale, saison de reproduction et migration post-nuptiale 1979. *Bull. COCA*, 18-19 : 7-71.
- CRAMP, S., 1977. — *Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa*. Vol. 1. Ostrich to ducks. Oxford, Londres, New York. Oxford University Press. 722 p.
- DUBOIS, Ph. & MAHEO, R., 1986. — *Limicoles nicheurs de France*. Ministère de l'environnement/L.P.O./B.I.R.O.E. : 291 p.
- ERARD, Ch., 1962. — Quelques éléments avifaunistiques de la région de Servance (Haute-Saône). *Alauda*, 30 : 30-45.
- FROCHOT, B. & HORTIGUE, M., 1968. — Une nichée de Guignette (*Tringa hypoleucos*) au lac de Chalain. *Jean-Le-Blanc*, VII (2/3) : 50.
- GEROUDET P. (1983). — *Limicoles*. vol. II. Delachaux et Niestlé. Neuchâtel, 252 p.
- GEROUDET P. (1984). — *Les oiseaux nicheurs du canton de Genève*. Museum de Genève 353 p.
- GRASSE, P.P., 1958. — *Agnathes et poissons*. Traité de Zoologie, Masson, Paris. 13 : 1813-2758.
- HUET, M., 1949. — Aperçu des relations entre la pente et les populations piscicoles des eaux courantes. *Schweiz. Z. Hydrol.*, 11 : 322-331.
- LARSON, S., 1957. — The suborder Charadrii in arctic and boreal areas during the Tertiary and Pleistocene. *Acta Vertebr.*, 1 : 1-84.
- LEBRETON, Ph., 1980. — Atlas ornithologique Rhône-Alpes. Compléments, 1976-1979. *Le Bièvre* (suppl. 2) : 1-80.
- LEOPOLD, L.B. & WOLMAN, M.G., 1957. — River channel patterns : braided, meandering and straight. Physiographic and hydraulic studies of rivers. *U.S. Geological Survey Prof. Paper*, 282 : 39-85.
- MARCHANT, J.H. & HYDE, P.A., 1980. — Aspects of the distribution of riparian bird on waterways in Britain and Ireland. *Bird Study*, 27 : 183-202.
- MUUS, B.J. & DAHLSTROM, P., 1981. — *Guide des poissons d'eau douce et pêche*. 5ème édition. Delachaux et Niestlé. Neuchâtel. 243 p.
- PERSAT, H., PATTEE, E., & ROUX, A.L., 1978. — Origine et caractéristiques de la distribution de l'Ombre commun, *Thymallus thymallus* (L., 1758), en Europe et en France. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 20 : 2117-2121.
- PIOTTE, P., 1984. — *Atlas des oiseaux nicheurs de Franche-Comté*. G.N.F.C., Besançon : 161 p.
- PONCY, R., 1936. — Notes ornithologiques concernant le département de Haute-Savoie. *Alauda*, 8 : 322-341.
- PRATER, A.J., MARCHANT, J.H. & VUORINEN J., 1977. — *Guide to the identification and ageing of holarctic waders*. B.T.O. Guide, Beech Grove, Tring 17 : 168 p.
- ROCHÉ, J., 1986. — *Les oiseaux nicheurs du bassin de la Saône : étude écologique des peuplements le long du gradient amont-aval*. Thèse de doctorat en sciences, Université de Bourgogne : 187 p.
- ROCHÉ, J. & FROCHOT, B. (à paraître, 1989). — Zonation ornithologique des cours d'eau. Actes du colloque « Gestion des systèmes écologiques », Bordeaux, 14-16 mai 1987. A.F.I.E./Société d'écologie.
- ROUND, P.D. & MOSS, M., 1984. — The waterbird population of three Welsh rivers. *Bird study*, 31 : 61-68.
- SARDIN, J.P., 1984. — Les limicoles nicheurs de Charente. *Pica*, 3. 75-82.
- S.E.P.N.M.C., 1982. — Rivière Allier. *Nature vivante*, N° spécial : 110 p.
- SPITZ, F., 1963. — Nouveautés et mises au point sur la répartition des limicoles nicheurs de France. *Oiseaux de France*, 39 : 57-61.
- VAN ZURK, H., 1980. — La nidification du Chevalier guignette (*Actitis hypoleucos*) dans la basse vallée du Var. *Alauda*, 48 : 152.
- ZWIRN, M. & LOGIE, G., 1981. — *Recherche d'indicateurs sur les éléments les plus menacés du patrimoine naturel : les petites rivières*. Bureau d'information et de prévisions économiques. Ministère de l'environnement, 68 p.

RÔLE DES IONS DE L'ACIDITÉ DANS LA RÉPARTITION DES ESPÈCES VÉGÉTALES. APPLICATION À QUELQUES ESPÈCES DE L'ÉTAGE ALPIN*

par Jean-Pierre VERGER

Laboratoire de Biologie Végétale, Faculté des Sciences,
123, avenue A. Thomas — 87060 LIMOGES Cedex

MOTS-CLÉS : Autoécologie - Ions de l'acidité - Economie de l'eau - Associations végétales

KEY-WORDS : Autoecology - Acidity ions - Soil moisture - Plant associations.

RÉSUMÉ (Travail original)

La mesure du pH du sol rend imparfaitement compte du comportement et de la répartition des plantes dans la nature.

Les ions de l'acidité (représentés par la somme de Al^{3+} et H^+) et l'économie de l'eau dans le sol expliquent la répartition des espèces végétales. La prise en compte de ces deux facteurs recoupe largement les observations de terrain.

Les données pédobiologiques peuvent servir à la définition des associations végétales, sur des bases nouvelles.

SUMMARY (Original scientific paper)

The role of acidity ions in the distribution of plant species.
Application to some species in the alpine zone.

The measure of soil pH cannot fully explain life and distribution of plants in nature

The extent of acidity ions (which may be quantified by developing Al^{3+} plus H^+) and soil moisture explain the distribution of plant species. The effects of these factors account for soil-plant relationships in nature

Soil factors can be used to describe plant associations, according to a new methodology

I — INTRODUCTION

Dès 1836, l'expérience du terrain a conduit botanistes et phytosociologues à considérer trois types de plantes (FAVARGER, 1972) :

- les plantes calcicoles,
- les plantes calcifuges,
- les plantes à large répartition, peu nettes dans leurs préférences.

BRAUN-BLANQUET et JENNY (1926) ont largement fait référence au pH mais aussi au taux de $CaCO_3$, d'humus et d'eau du sol pour définir les associations. GUINOCHET (1938) a élargi les mesures par des analyses plus fines au niveau de la microclimatologie du sol et, déjà, il prévoyait que «l'augmentation de la précision dans les méthodes d'investigation écologique pourra vraisemblablement conduire à déceler, pour ces associations, des différences qu'il ne nous a pas été donné de pouvoir mettre en évidence pour le

moment». L'analyse globale des données écologiques sera, plus tard, réalisée par l'analyse multidimensionnelle en phytosociologie (LACOSTE et ROUX, 1971).

Entre ces extrêmes, des propositions diverses, liées aux progrès de la pédologie, ont été faites pour expliquer la répartition des espèces végétales.

Les principaux gradients écologiques qui s'expriment dans la répartition des espèces en groupes écologiques (DUVIGNEAUD, 1946) sont d'ordre édaphique (acidité, nutrition minérale, alimentation en eau) et climatique. Le pH seul ne constitue pas une mesure suffisante. Entre les pH très acides (de l'ordre de 4,5) et la neutralité, l'existence du pouvoir tampon du sol (BONNEAU *et al.*, 1987) fait qu'il n'y a pas une relation linéaire entre la quantité de calcium apportée à un sol et le pH obtenu (AUROUSSEAU, 1987).

Suivant le modèle proposé par ELLENBERG (1963), GENSAC (1979) utilise les mesures effectives de pH et le taux d'humidité de l'horizon superficiel comme éléments intégrateurs de la physiologie des plantes et de la composition des communautés végétales.

PENEL (1979), dans le cadre de sa thèse, a longuement étudié les relations sol-plante. A partir de données pédologi-

* Reçu le 26 septembre 1988 ; version modifiée acceptée le 6 avril 1989

ques précises cet auteur a montré que le pH ne peut pas être pris comme élément de base pour une répartition des espèces en raison de l'imprécision des données qu'il recouvre. Pour un pH (eau) compris entre 3,9 et 5, le taux de saturation du sol varie de 5 à 50 % et de 10 à 94 % pour ce même intervalle dans le KCl. Cet auteur a donc établi une échelle précise de classification des espèces herbacées indicatrices de nombreux milieux forestiers tempérés, en se fondant sur la détermination des équilibres $(Ca^{++})/(Al^{3+}) + (H^+)$ dans les sols. De nombreuses espèces dites calcicoles n'exigent en fait qu'une saturation, au pH du sol, du complexe d'échange par les bases. Les acidophiles strictes des humus bruts, au contraire, sont cantonnées aux milieux à rapport $(Ca^{++})/(Al^{3+}) + (H^+)$ très faible (<0,1). Les résultats de ce travail viennent d'être indirectement confirmés par GIRARD M.C. et KING (1988). «La qualité du codage des variables quantitatives par une analyse factorielle des correspondances montre que des éléments comme la matière organique, l'argile, la capacité d'échange ont un cheminement en cohérence avec le nuage de points individus représentant les horizons des sols. Par contre C/N, le pH n'ont pas un code suffisant car leur cheminement ne correspond pas à l'extension générale du nuage de points».

Sur la base de ces travaux et d'autres plus récents, DUCHAUFOR (1985 - paru en 1988), pour mieux comprendre la distribution des groupes écologiques, retient le rôle de trois facteurs fondamentaux :

- le pH, ou mieux le taux de saturation en bases ;
- la nutrition en Azote et Phosphore ;
- les facteurs physiques qui conditionnent l'aération et l'économie de l'eau.

Cet auteur ne donne malheureusement pas une échelle de grandeur précise susceptible d'être mise à l'essai.

Le choix de PENEL n'est pas utilisable pour tout type de roche. Il n'explique pas, par exemple, la répartition de la végétation sur ultrabasites. Le caractère dit «calcicole» de cette végétation ne s'accommoderait pas des très basses valeurs du rapport $Ca^{++}/Al^{3+} + H^+$ en raison de la pauvreté de la roche en calcium. C'est pourquoi nous avons recherché une autre relation simple, plus générale, pour expliquer la répartition des espèces végétales.

II — PRÉSENTATION DE LA ZONE D'ÉTUDE

Ce travail est réalisé à partir de données personnelles recueillies à l'étage Alpin, dans les Alpes internes, en Val d'Aoste, au cours des étés 1976 à 1986.

Les relevés proviennent des trois vallées de Gressoney, Val d'Ayas et Valtournanche où les conditions climatologiques sont très comparables à l'étage Alpin. Ces vallées font partie du secteur intra-alpin, à sécheresse relative (indice de GAMS compris entre 50 et 70°). Elles sont soumises à un climat de montagne rattaché au type piémontais. Ce climat présente à la fois des caractères de continentalité (hiver sec et ensoleillé, forte amplitude thermique) et des aspects méditerranéens (craux pluviométrique estival marqué mais sans période sèche ou subsèche).

Dans ces conditions nous avons pu comparer les groupements végétaux et les sols de substrats acides (gneiss) ou se comportant plus ou moins rapidement comme tels (prasinites) avec ceux d'un substrat ultrabasique (serpentinites).

Les groupements végétaux appartiennent à la série acidophile classique des *Caricetalia* sur gneiss et prasinites alors que

les groupements de la série baso-neutrophile des *Seslerietalia* recouvrent les roches ultrabasiques.

III — MÉTHODE

Pour chaque relevé de végétation nous avons établi une fiche stationnelle précisant regroupant, outre les données classiques altitude, exposition, position topographique, les conditions microstationnelles spécifiques, avec une attention particulière pour l'alimentation hydrique.

Sur les sols portant ces groupements végétaux, nous avons effectué de multiples analyses dont on trouvera le détail dans les travaux de ROUILLE *et al.* (1981). Ces analyses intéressent les données physiques (granulométrie, humidité à 105°C), les données chimiques (pH eau et KCl, bases échangeables et Mn^{++} , capacité d'échange à pH7 et au pH du sol, P205, formes de Fe, Al et Si, mesure des ions de l'acidité $Ac = Al^{3+} + H^+$) ainsi que les données biochimiques (C, N et C/N).

A — LE FACTEUR CHIMIQUE

A partir de ces résultats nous avons pu établir un certain nombre de rapports dont Ca/Al , $Ca + Mg/Al$, H/Al , Ac/T , Ac/S .

Parmi toutes ces données, et dans le cas des pelouses où l'influence du bétail est faible (ce qui exclut les milieux nitrophiles), il apparaît que le rapport entre les ions de l'acidité Ac (exprimé par le total $Al^{3+} + H^+$ en m.e.) (mesurés par voie chimique pour H^+ et les faibles teneurs en Al^{3+}) et la somme des bases échangeables (S) (déterminée par extraction au KCl pour Ca^{++} et Mg^{++} , à l'acétate d'ammonium pour K^+ et Na^+) permet de rendre compte, de façon très satisfaisante, des observations de terrain. La répartition des espèces composant les groupements végétaux s'organise étroitement en fonction de la valeur de ce rapport, quelle que soit la roche.

L'analyse englobe l'ensemble du profil et pas seulement l'horizon humifère pour respecter l'exploitation du sol par les racines. Des restrictions sont apportées pour les espèces à enracinement superficiel.

Par ailleurs, en comparant un petit lot d'espèces communes au Val d'Aoste et au Limousin, nous avons observé que la classification obtenue à partir du rapport Ac/S recouperait très fréquemment celle établie par l'Analyse Factorielle des Correspondances lors de la réalisation du Catalogue des Stations Forestières de la Châtaigneraie Limousine (JAVELLAUD *et al.*, 1985). *Calluna vulgaris*, *Deschampsia flexuosa*, *Festuca ovina*, *Anthoxanthum odoratum* ont la même disposition, hyperacidophile pour la première, acidophiles pour les autres. *Lathyrus montanus*, *Brachypodium pinnatum*, *Corylus avellana* mésoacidophiles ou neutroclines dans le Catalogue sont acidoclines par notre méthode (ce qui recouperait ces deux termes car nous ne proposons que six groupes contre une dizaine).

Tous ces faits nous ont incité à proposer le rapport Ac/S comme premier facteur de répartition spatiale des plantes.

Les histogrammes de fréquence liés à ce rapport rendent compte des exigences minérales des espèces et les données fournies aident à mieux cerner les associations végétales et les plantes qui les constituent.

B — LE FACTEUR HYDRIQUE

C'est un facteur particulièrement délicat à aborder en montagne lorsque l'on souhaite obtenir de nombreuses mesures pour une approche statistique. Son importance est pourtant essentielle et déjà GUINOCHE (1938) avait largement utilisé température et humidité relative du sol dans la caractérisation de ses associations. On peut aussi (DAMBRINE, 1985) posséder des données très précises, mais limitées dans la durée à un petit nombre de stations, ce qui rend toute extrapolation critiquable.

En l'état actuel des choses, à moins de disposer de moyens très importants en hommes et en matériel sur plusieurs années, il apparaît difficile de chiffrer la valeur en eau d'un nombre important de stations et d'avoir ainsi des repères objectifs sur ce paramètre en milieu de montagne : «Une telle estimation demande à la fois de très longues séries climatiques et un suivi des phénomènes pour chaque saison de végétation» (XXX, 1987).

La mesure de la Réserve Utile ne s'avère pas satisfaisante. Comment situer, par exemple, au moyen de la R.U., la présence de groupements de combe à neige avec des valeurs moyennes de 31 (*Ranunculo-Alopecuretum*), 19 à 27 pour les faciès du *Salicetum herbaceae* alors que sous les groupements plus secs de crêtes ventées, les chiffres s'établissent à 28 sous le *Festuceto-Curvetum junceum trifidum* et montent à 47 pour le *Sempervivo-Seslerietum* (GENSAC, 1979) ? Un des critères utilisables pourrait être fourni par l'indice de sécheresse estivale (= humidité résiduelle du sol après 50 jours d'été sans précipitations). On en mesure la difficulté en montagne.

Le pédoclimat est largement déterminé, pour une roche donnée, par la position géographique et topographique mais aussi la végétation, la granulométrie et le climat général (DAMBRINE, 1985). Dans le cas de l'étage alpin du Val d'Aoste, sans période de subsécheresse, les précipitations utiles de l'été représentent 26 % du total (11 50 m à 2340 m en Val de Gressoney). A partir de ce cadre général, nous utiliserons la référence à l'exposition, nuancée par les observations de terrain (un suintement continu qui sature un fond de vallon exposé au sud par exemple). Ces observations, effectuées systématiquement en même temps que les relevés de végétation, peuvent être représentées statistiquement par des histogrammes de fréquence et fournir une approche du facteur hydrique. En raison de son caractère subjectif nous l'avons retenu comme second critère de répartition des plantes.

La combinaison des deux systèmes d'histogrammes (nutrition minérale, facteur hydrique) permet de définir des préférences plus fines pour chaque espèce. Ce classement est proposé comme base de présentation de l'écologie floristique de nos milieux d'étude, résultat d'une expérience personnelle et collective, et donc susceptible d'être soumise à discussion et révision.

IV — INCIDENCE DES FACTEURS ÉCOLOGIQUES SUR LA RÉPARTITION DES ESPÈCES (Fig. 1)

A — LES IONS DE L'ACIDITÉ ($Ae/S \times 100$)

La nomenclature des types de stations reprend la terminologie de PENEL (1979).

□ Groupe des **BASOPHILES** : $Ae/S \times 100 < 0,1$. Il n'y a pas d'Aluminium échangeable, ni de protons, ou leurs

proportions sont infimes devant la somme des bases. Le profil des stations est toujours saturé à 100 % au pH du sol.

□ Groupe des **NEUTROPHILES** : $0,1 < Ae/S \times 100 < 10$. Al^{3+} et H^+ peuvent apparaître, mais en très faible quantité en valeur absolue. Leur valeur relative reste modeste par rapport aux bases échangeables. La saturation n'est plus totale, bien que supérieure à 90 %, définissant ainsi des stations dites **eutrophes à saturées**.

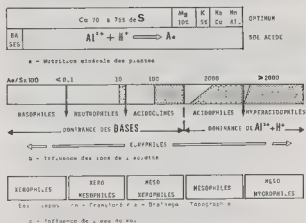


FIG. 1. — Répartition synoptique des espèces végétales en fonction des ions de l'acidité et de l'eau du sol

Distribution of plants according to acidity ions and soil moisture.

□ Groupe des **ACIDOCLINES** : $10 < Ae/S \times 100 < 100$. L'Aluminium apparaît en plus grande quantité en valeur absolue. En valeur relative, les ions de l'acidité ne dépassent pas les bases échangeables (C'est pour cette raison que nous avons préféré le terme d'acidocline à celui de mésoacidophile). Le taux de saturation varie de 90 à 50/60 %, mais cette limite inférieure est moins stricte. Cet ensemble regroupe de nombreuses espèces souvent appelées **neutrophiles à neutroacidophiles** : les stations sont alors **mésotrophes à eutrophes**.

□ Groupe des **ACIDOPHILES** : $100 < Ae/S \times 100 < 2000$. La quantité des ions de l'acidité s'avère très variable en valeur absolue selon le degré d'évolution du sol. Ce groupe comprend des espèces capables de supporter une dominance de ces ions et c'est en cela qu'il se différencie surtout du groupe des acidoclines. L'argile voit la plupart de ses sites d'échanges occupés par les ions H^+ et/ou Al^{3+} (LEGROS et coll., 1987). Le taux de saturation chute de 60/50 % à quelques % (3 à 5 %), définissant des stations **oligomésotrophes**.

□ Groupe des **ACIDOPHILES STRICTES** ou **HYPERACIDOPHILES** : $Ae/S \times 100 > 2000$. Ses composantes se développent sous la dominance absolue et quasi exclusive des ions de l'acidité. Les bases sont très largement minoritaires et parfois presque inexistantes dans le profil. Les espèces de ce groupe occupent exclusivement des sols acides et très désaturés (souvent moins de 1 %). Nous qualifierons les stations d'**oligotrophes**.

L'existence de taux de saturation divers selon les horizons, la présence d'éléments grossiers (LEGROS et al., 1987) et la répartition des racines au sein de ces horizons expliquent que des espèces de préférence différent puissent coexister en un lieu.

B — LE FACTEUR CLIMATIQUE : NUTRITION EN EAU ET AÉRATION

Ce facteur, essentiel pour la productivité, conditionne la nutrition minérale et s'avère indépendant des horizons humifères de surface (DUCHAUFOR, 1985).

L'exposition, qui influence l'évapotranspiration de la plante, amène à définir cinq grands ensembles d'espèces, à chaque étage bioclimatique, sachant qu'il peut y avoir compensation entre régime hydrique, température et altitude.

□ **Les XÉROPHILES** strictes, liées aux sols bien drainés, chauds et secs. Elles supportent les phases de sécheresse qui éliminent presque totalement l'eau utile. Elles occupent le plus souvent les expositions SSW à SSE.

□ **Les XÉROMÉSOPHILES** : les sols restent bien drainés mais l'exposition moins chaude, la position topographique sur le versant, l'altitude limitent la xéricité du sol.

□ **Les MÉSOXÉROPHILES** occupent des sols possédant une plus grande réserve hydrique plus longtemps disponible. La granulométrie est généralement limono-sableuse, avec prédominance des fractions fines.

□ **Les MÉSOPHILES** requièrent des milieux frais qu'elles peuvent trouver, soit du fait de l'exposition, soit de l'altitude, de la granulométrie plus fine et/ou de la position topographique (creux, bas de pente). La réserve d'eau est suffisante pour empêcher toute sécheresse prolongée.

□ **Les MÉSOHYGROPHILES** sont des plantes qui ne tolèrent qu'un faible déficit hydrique par rapport à la capacité de rétention du sol profond et à nappe d'eau quasi permanente. La granulométrie peut être très variable : sableuse si l'alimentation hydrique est continue, mais le plus souvent riche en limons fins et argiles. Sous nos latitudes les expositions orientées vers le Nord et/ou la présence permanente de l'eau conditionnent leur installation.

Cependant un certain nombre d'espèces, dites **EURY-PHILES**, ont un éventail de répartition très vaste. Dans un étage bioclimatique, elles peuvent se situer, grâce à leur large tolérance hydrique et vis-à-vis des ions échangeables, à peu près dans toutes les pelouses, quel que soit le substrat.

V — AUTOÉCOLOGIE DE QUELQUES ESPÈCES ALPINES

La combinaison de deux facteurs, l'ions de l'acidité en premier lieu, économie de l'eau en second, au moyen d'histogrammes de répartition des espèces en fonction de ces facteurs, précise l'autoécologie de ces plantes. Il est alors possible de discuter leur présence au sein des pelouses alpines.

A — LES ESPÈCES DE MODE NIVAL (Fig. 2)

Les espèces de mode nival sont susceptibles de supporter un enneigement prolongé et, par voie de conséquence, de s'accommoder d'une période de végétation courte pour réaliser leur cycle végétatif en été (1 à 4 mois selon les auteurs).

Ces diagrammes font ressortir :

— Les préférences basophiles et mésophiles de *Salix retusa* et *Hutchinsia alpina*.

— Les préférences neutro-acidoclines de nombreuses autres espèces de creux à neige peu acides comme *Salix reticulata*, *Salix serpyllifolia*, *Saxifraga androsacea* et *Saxifraga segueri*. Ils montrent aussi les nuances qui peuvent les séparer. Par exemple la tolérance pédochimique assez vaste (vers les sols peu acides) de *Saxifraga segueri* permet l'apparition de cette espèce sur des milieux qui excluent *Saxifraga androsacea* dont les exigences sont plus strictes.

— A l'opposé, on relève le *preferendum* acide de nombreuses espèces des combes où se rencontre le saule herbacé (*Sedum alpestre*, *Sibbaldia procumbens* et *Carex parviflora* en milieu relativement plus mésophile, *Carex foetida*, *Alchemilla pentaphylla*, *Omalotheca supina* en milieu plus hygrophile).

— On remarque également la large tolérance chimique du Saule herbacé (espèce à forte sociabilité), qui lui permet d'apparaître au sein de nombreuses pelouses alpines, pourvu qu'elles ne soient pas trop sèches. *Carex parviflora* par contre, est absent des milieux les plus acides.

Les espèces nivales vérifient, par leur diagramme autoécologique, leur affiliation aux milieux mésophiles à mésohygrophiles avec, pour quelques-unes une certaine ubiquité (*Salix serpyllifolia*, *Salix herbacea*). Les plantes ubiquistes débordent notablement le milieu nival strict (*Salix herbacea*).

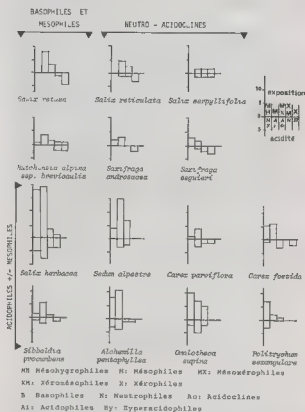


FIG. 2. — Autoécologie des principales espèces alpines de mode nival

Autoecology of some alpine species on wet soil

Par opposition à celles-ci certaines sont très cantonnées : *Salix retusa* en milieu strictement basophile, *Polytrichum sexangulare* en milieu très désaturé et très humide.

B — LES ESPÈCES DES ÉBOULIS (Fig. 3)

L'autoécologie des espèces apparaît moins stricte que celle des espèces de mode nival.

Si certaines montrent, par leurs diagrammes, une préférence pour les milieux mésophiles (*Oxyria digyna*, *Ranunculus glacialis*, *Androsace alpina*) ou plus secs (*Draba aizoides*, *Arabis alpina*), ces espèces d'éboulis admettent une tolérance hydrique assez large, excluant toutefois la xéricité. Seule *Luzula alpino-pilosa* apparaît assez nettement liée aux substrats mésohygrophiles.

— Les espèces basophiles (*Draba aizoides*, *Arabis alpina*) sont exclues des expositions froides et acides alors que *Linaria alpina* peut occasionnellement s'y développer.

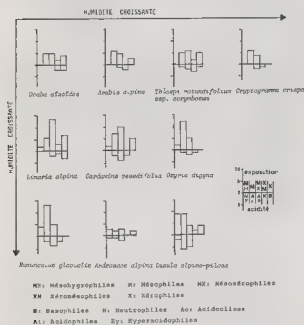


FIG. 3. — Autoécologie des espèces alpines des éboulis.

Autoecology of alpine species on scree.

— *Thlaspi rotundifolium* ssp. *corymbosum* manifeste une tolérance importante, puisque susceptible d'occuper des sols acides à basiques avec une préférence nette pour les milieux eutrophes à mésotrophes, ce qui le différencie quelque peu de la variété type qui, selon la littérature, est plus basophile (milieux saturés). On trouve la variété *corymbosum* en abondance sur les Serpentes en Val d'Aoste, mais elle atteint aussi les Gneiss acides, au tout début de leur désagrégation, avant que la désaturation ne s'installe.

— Corrélativement à leur implantation, les espèces des éboulis frais présentent leur optimum pour de faibles acidités et une désaturation partielle du sol (espèces acidoclines des milieux mésotrophes). Elles ne s'accroissent que rarement des fortes acidités et de la dominance des ions de l'acidité

(*Androsace alpina*, *Luzula alpino-pilosa*, espèces caractéristiques des éboulis siliceux).

A l'exception d'*Arabis alpina*, *Draba aizoides*, *Cryptogramma crispa*, les espèces d'éboulis sont relativement ubiquistes. Ce fait leur permet d'apparaître, à la faveur de conditions microtopographiques favorables, dans de nombreuses pelouses.

C — LES ESPÈCES DE MODE THERMIQUE (Fig. 4)

Alors que les pelouses de mode nival évoluent sous l'emprise d'un enneigement de longue durée et d'une humidité permanente et parfois élevée, les pelouses des crêtes et des pentes d'exposition chaude sont confrontées à des conditions microclimatiques plus xériques et plus hétérogènes (froid lié au déblaiement des neiges hivernales, insolation, alternance xéricité-humidification...)

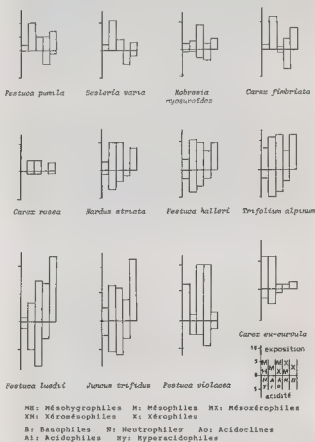


FIG. 4. — Autoécologie des principales espèces alpines de mode thermique.

Autoecology of some alpine species on warm slopes.

Les diagrammes reflètent largement la distribution de ces espèces dans le paysage.

— *Festuca lueddi*, *Juncus trifidus* et, à un degré moindre *Festuca violacea*, manifestent visiblement des exigences thermiques qu'elles rencontrent sur les pentes et/ou pelouses d'exposition chaude et les crêtes du bas de l'étage. Par contre *Carex eu-curlula*, par sa prédilection pour les milieux mé-

sophiles à mésohygrophiles, apparaît proche des espèces de mode nival, rejoignant le Saule herbacé dans ses exigences

— Les autres espèces témoignent d'une ubiquité plus large par rapport au facteur hydrique en occupant préférentiellement les situations topographiques xérophiles. La répartition de *Trifolium alpinum* traduit à la fois la thermophilie et l'hygrophilie de cette espèce que l'on rencontre effectivement concentrée dans les parties concaves des pentes d'exposition chaude

En ce qui concerne la nutrition minérale :

— Les cinq premières espèces et *Festuca violacea* présentent un développement optimum dans les milieux eutrophes, proches de la saturation. *Festuca pumila* et *Sesleria varia* montrent un préférendum édaphique étroit, lié aux sols saturés ou peu désaturés, fréquents sur les milieux riches en carbonate de calcium. *Carex fimbriata* se limite presque exclusivement aux substrats neutrophiles qui se développent, de façon durable, sur les seules serpentine, en Val d'Aoste. Les besoins en éléments minéraux excluent *Carex curvula* ssp. *Rosae*, *Festuca-violacea* et même *Kobresia myosuroides* des sols trop acides et désaturés ce qui explique sont apparition sur les arêtes rocheuses à sols initiaux non encore désaturés des roches cristallines acides.

— Toutes les autres espèces témoignent d'une acidophilie très marquée mais qui, à l'exception de *Carex eu-curvula*, exclusivement acidophile, ne les exclut pas de sols à horizons au voisinage de la neutralité.

— Les diagrammes légitiment les faibles différences de faciès qui, sur le terrain, affectent nombre de ces espèces. *Trifolium alpinum*, *Nardus stricta* et *Festuca halleri* ont nettement un préférendum acide, celui-ci s'atténue pour *Juncus trifidus* dont l'optimum se situe dans les milieux acidoclines à acidophiles. RÉNYER (1988), dans le *Festucetum halleri*, regroupe au sein d'un même faciès *Juncus trifidus* et *Trifolium alpinum*. Celui-ci occupe les bordures des cuvettes, à humidité disponible importante, dominées par l'*Alopecureto-caricetum foetidae* de l'Alpin inférieur de Haute-Ubaye et du Queyras, recoupant ainsi les observations de GENSAC (1979) en Vanoise et les nôtres (VERGER, 1987) en Val d'Aoste.

D — LES ESPÈCES EURYPHILES (Fig. 5)

Ces espèces s'observent, souvent en même temps, à toute exposition et sur des substrats très différents, désaturés et fortement acides ou eutrophes et proches de la neutralité. Leur plasticité à l'égard de l'économie de l'eau est généralement encore plus large. Elles témoignent toutefois de préférence.

— Caractère xérophile plus marqué pour *Phyteuma hemisphaericum* et *Carex sempervirens*, plus nuancé pour *Leontodon helveticus*. Toutes les autres espèces trouvent des conditions plus favorables à leur développement dans les milieux mésophiles.

— Des préférences d'acidité sont aussi perceptibles. *Carex sempervirens*, *Solidanella alpina*, *Polygonum viviparum* et *Hieracium piliferum* sont plus abondants dans les sols faiblement désaturés et donc de moyenne et/ou faible acidité. Une désaturation prononcée, et un pH bas, favorisent *Poa vivipara*, *Luzula lutea* et *Leontodon helveticus*, qui apparaissent alors avec une plus grande présence.

Rencontrées dans de nombreux types de pelouses les espèces eurypiles n'apportent aucune indication précise sur les conditions de milieu. Ce sont généralement les espèces «compagnes» des phytosociologies.

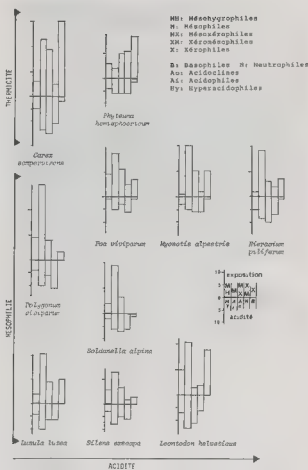


FIG. 5. — Autoécologie des principales espèces alpines eurypiles.
Autoecology of eurypilous alpine species.

DISCUSSION

Les faits et résultats que nous venons de présenter amènent un certain nombre de commentaires

1 — LES PROPOSITIONS QUE NOUS FORMULONS pour répartir les espèces végétales en groupes écologiques apparaissent plus simples que l'analyse factorielle des correspondances à laquelle elles ne prétendent pas se substituer. C'est une approche différente qui cherche, avec un minimum de paramètres, à donner des informations plus précises sur l'écologie des espèces végétales.

Elle présente, certes, l'inconvénient d'une plus grande lourdeur que le pH mais faut-il rappeler qu'en 1938 GUI-NOCHET se contentait de mesures colorimétriques, la détermination du pH par l'électrométrie étant trop coûteuse. L'évolution des techniques d'analyse (utilisation d'ionomètres) devrait déjà permettre de s'affranchir en partie des dosages longs par voie chimique et/ou absorption atomique. Cependant, malgré les difficultés, la connaissance du rapport Ae/S s'avère beaucoup plus fructueuse que le pH ou les paramètres déjà utilisés par PENEL. Elle apporte des rensei-

gnements plus complets sur l'environnement racinaire et l'écologie des espèces. Dans le cas des milieux naturels (excluant pour l'instant les milieux nitrato-philes) ce rapport rend aussi largement compte des observations de terrain.

Avec le développement de la pédologie cette notion de nutrition minérale et l'introduction du rôle des ions de l'acidité (surtout Al^{3+}) apparaît aujourd'hui capitale au vu des travaux anciens et surtout récents sur le développement des racines (DELAS et JUSTE 1975, BLAMEY *et al.* 1983, SIMON et ROTHE 1985, ALVA *et al.*, 1986¹ et 1986², BRUCE *et al.*, 1988), la physiologie des plantes (UHLEN 1985, ALVA *et al.* 1987) et les structures cellulaires (altération de la croissance, subérisation) (VAN PRAAG et WEISEN 1984).

La notion de pH, discriminative seulement pour les valeurs extrêmes, en recouvre, le plus souvent, rien de précis. Elle ne devrait plus constituer qu'une première approche. Nous proposons donc, sur la base des observations personnelles et collectives appuyées par les données de la bibliographie dont nous avons parlé, de lui substituer celle de nutrition minérale, exprimée par le rapport Ae/S, pour mieux cerner l'écologie des espèces.

2 — QUEL EST L'APPORT POUR L'ÉCOLOGIE ?

La méthode paraît applicable, comme le pH, à tout type de roche. Nous l'avons utilisée sur des roches aussi variées que les gneiss acides, les prasinites basiques, les schistes calcaires et les serpentinites ultrabasiques en Val d'Aoste, de l'étage montagnard à l'étage alpin. Il conviendra, sans aucun doute, de la vérifier en d'autres lieux.

Sur notre terrain d'étude la comparaison des diagrammes particuliers à chacune des espèces végétales est en accord avec leur répartition spatiale.

— Elle explique la large répartition de certaines sur le terrain (euryphiles, *Salix herbacea*) et les limites imposées à d'autres (*Saxifraga androsacea*, *Salix retusa*, *Cryptogramma crispa* par exemple).

— L'importance capitale pour la nutrition minérale des plantes du rapport Ae/S permet aussi de caractériser des associations nouvelles. Ainsi, en Val d'Aoste, la zone de coexistence de *Saxifraga seguieri* et *Saxifraga androsacea* se limite, chimiquement, aux seuls milieux durablement neutrophiles. Comme par ailleurs l'aire de distribution de *Saxifraga seguieri* s'étend des Alpes Graies et Pennines aux Dolomites, les chances de voir se réaliser sur le terrain l'association des deux saxifrages est réduite. Nous l'avons observé sur roches ultrabasiques en Val d'Aoste, alors qu'à quelques mètres de là *Saxifraga seguieri* pousse seul sur les sols plus désaturés des prasinites. Nous avons nommé cette association nouvelle *Saxifragetum androsaceae* (VERGER 1987). De la même façon *Carex fimbriata* se limite aux seuls milieux durablement neutrophiles et riches en magnésium, sur serpentinites, pour constituer une association particulière, le *Caricetum fimbriatae* (VERGER 1983, RICHARD J.L. 1985).

La distinction entre espèces de mode nival et espèces de mode thermique doit être nuancée. La durée de l'enneigement constitue une différence sensible entre les deux grandes séries. Au cours de la période estivale d'activité biologique l'écart s'amenuise considérablement et c'est, sans doute, dans une adaptation à l'alternance plus marquée et plus fréquente des phases d'humectation et de dessiccation, qui conditionnent la nutrition minérale, que les espèces de mode thermique se différencient, physiologiquement, des espèces de mode nival.

3 — QUELLES SONT LES LIMITES DE NOS PROPOSITIONS ?

En fait, les problèmes de répartition de chacune des espèces sont beaucoup plus complexes. En essayant de comprendre la distribution spatiale précise des plantes alpines (et autres), on découvre de nombreuses insuffisances analytiques.

Les diverses données pour comprendre les raisons physiologiques qui président à la distribution des espèces font ressortir à la fois l'action directe du calcium mais aussi le rôle du pH, les risques de toxicité aluminique, la disponibilité d'éléments comme le fer et l'azote (LEGROS *et al.* 1987). Le rapport Ae/S ne saurait tout inclure. Ainsi, dans un contexte bioclimatique donné et sur un même type de roche, le rapport Ca/Al utilisé par PENEL peut apporter des différenciations plus fines.

La notion de régime hydrique, si importante, n'est qu'esquissée et demeure trop subjective. C'est sans doute, dans notre contexte, une des données les plus difficilement abordables. Celle de nutrition minérale demeure insuffisante tant que l'on globalise les analyses de sol. Tous ces problèmes ne peuvent se préciser que par des mesures au niveau des microsites racinaires des espèces, ce qui permettra de mieux comprendre l'environnement édaphique spécifique de la plante.

BIBLIOGRAPHIE

- ALVA A.K., ASHER C.J. & EDWARDS D.G., 1986 a. — The role of calcium in Alleviating Aluminium Toxicity. *Aust. J. Agric. Res.* 37 : 375-382.
- ALVA A.K., EDWARDS D.G., ASHER C.J. & BLAMEY F.P.C., 1986 b. — Relationships between Root Length of Soybean and Calculated Activities of Aluminum Monomers in Nutrient Solution. *Soil Sci. Soc. of Am. Jour.* 50 : 959-962.
- ALVA A.K., EDWARDS D.G., ASHER C.J. & SUTHIPRADIT S., 1987. — Effects of Acid Soil Infertility Factors on Growth and Nodulation of Soybean. *Agric. Journ.* 790 : 301-306.
- AUROUSSEAU P., 1987. — Besoins en chaux : comment le déterminer. *Coll. Caen*, 19-20/11/87. La capacité d'échange cationique. La fertilisation des sols agricoles (A paraître).
- BONNEAU M., DAMBRINE E., NYS C. & RANGER J., 1987. — L'acidification des sols. *Bull. Ecol.* 18 : 127-136.
- BLAMEY F.P.C., EDWARDS D.G. & ASHER C.J., 1983. — Effects of aluminium, OH/Al molar ratios and ionic strength on soybean root elongation in solution culture. *Soil. Sci.* 136 : 197-207.
- BRAUN-BLANQUET J. & JENNY H., 1926. — Vegetations-Entwicklung und Bodenbildung in der alpinen Stufe der Zentralalpen. *Schweiz. Naturforsch. Gesell. Bd. LXIII - Abh. 2*
- BRUCE R.C., WARREL L.A., EDWARDS D.G. & BELL L.C., 1988. — Effects of Aluminium and Calcium in the Soil Solution of Acid Soils on Root Elongation of *Glycine max* cv Forrest. *Aust. J. Agric. Res.* 38 : 319-338.
- DAMBRINE D., 1985. — Contribution à l'étude de la répartition et du fonctionnement des sols de haute montagne. *Massifs des Aiguilles Rouges et du Mont Blanc*. Thèse de Doctorat de Géologie Appliquée. Paris VII : 284 p. + annexes.
- DELAS J. & JUSTE C., 1975. — Quelques problèmes posés par les sols viticoles acides. *Connaissance de la Vigne et du Vin*, 2 : 67-80.
- DUCHAUDOUR Ph., 1985 (Paru en 1988). — Groupes écologiques et pédologie rôle des facteurs de nutrition et de toxicité. *Coll. Phyt. Phytosociologie et Forêt.* XIV : 313-321.
- DUVIGNEAUD P., 1946. — *Bull. Soc. Roy. Bot. Belge*, 78 : 107-134.

- ELLENBERG H., 1963. — *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen*. Stuttgart, Ulmer Ed. : 943 p
- FAVARGER Cl., 1972. — *La flore*. In : *Guide du Naturaliste dans les Alpes*. Delachaux et Niestlé : 113-184
- GENSAC P., 1979. — Les pelouses supraforestières du Massif de la Vanoise. *Travaux scientifiques du Parc National de la Vanoise*. X : 120-242
- GIRARD M.C. & KING D., 1988. — Un algorithme interactif pour la classification des horizons de la couverture pédologique. *Sc. Sol.*, 26 : 81-102.
- GUINOCHE M., 1938. — *Études sur la végétation de l'étage alpin dans le bassin supérieur de la Tinée (A.M.)*. Thèse Doctorat d'Etat, Lyon: 458 p.
- JAVELLAUD J., DIDOT, BUGNOT, JULIEN, LEMAIRE, NEQUIER & PERRIN, 1985. — *Catalogue des stations forestières de la châtagnerie limousine*. CRPF Limousin, 45 p. + bibliographie et annexes.
- LACOSTE A. & ROUX M., 1971. — L'analyse multidimensionnelle en phytosociologie et en écologie. Application à des données de l'étage subalpin des Alpes Maritimes. L'analyse des données écologiques et l'analyse globale. *Oecol. Plant.*, 7 : 125-146.
- LEGROS J.P., PARTY J.P. & DORIOZ J.M., 1987. — Répartition des milieux calcaires, calcaires et acidifiés en haute montagne calcaire humide. Conséquences agronomiques et écologiques *Doc. Cart. Ecol.*, XXX : 137-157.
- PENEL M., 1979. — *Caractérisation physico-chimique et classification des humus forestiers acides en relation avec la végétation et ses exigences écologiques*. Thèse de Doctorat de Spécialité Pédologie, Université de Nancy 1 : 112 p. + annexes
- REYNIER Ph., 1988. — *Étude phytocologique, pédologique et statistique sur schistes lustrés en Haute-Uriège et régions avoisinantes aux étages alpin et subalpin d'adret*. Thèse de Doctorat en Biologie, Université de Grenoble : 170 p. + annexes
- RICHARD J.L., 1985. — Observations sur la sociologie et l'écologie de *Carex fimbriata* Schkuhr dans les Alpes. *Botanica Helvetica*, 95 : 157-164.
- ROUILLER J. et al., 1981. — Analyse des sols. Techniques de laboratoire. *Pub. Centre Péd. Biol.*, 32, CNRS, Nancy : 41 p
- SIMMON B. & ROTHE G.M., 1985. — Aluminium-bedingte Stoffwechsel Änderungen in Fichtenkeimlingen. *Allg. Forst- u. Jägersch.*, 41, 36 : 931-935
- UHLING G., 1985. — The toxic effect of Aluminium on Barley Plants in Relation to Ionic Composition of the Nutrient Solution — Water Culture Experiments. — Soil Solution Studies. *Acta Agric. Scand.*, 35 : 265-270
- VAN PRAAG H.J. & WEISSEN F., 1984. — Aluminium effects on spruce and beech seedlings. *Plant and Soil*, 83 : 331-338.
- VERGER J.P., 1983. — Contribution à la connaissance d'un groupement alpin climacique original aux serpentines le *Carcetum fimbriatae*. Phytosociologie et pédologie. *CR Acad. Sc. Paris*, t. 296 : 775-778.
- VERGER J.P., 1987. — *Végétation et pédogénèse sur Roches Vertes et Gneiss acide dans une séquence altitudinale Montagnard-Alpin en Val d'Aoste (Italie)*. Essai de synthèse écologique. Thèse de Doctorat Etats, Université de Grenoble : 228 p. + annexes.
- XXX, 1987. — Agrométéorologie des régions de moyenne montagne. Séminaire Toulkouse (France) 16-17 avril 1986. *Colloque de l'INRA*, N°39, Paris : 443 p.

LE CHOIX DES PLANTES NOURRICIÈRES ET LA SPÉCIALISATION TROPHIQUE CHEZ LES ACRIDOIDEA (ORTHOPTÈRES)*

par Philippe LE GALL (ORSTOM)

Laboratoire d'Entomologie, Bt 446 Université Paris-Sud Orsay — 91405 ORSAY, France

MOTS-CLÉS : Spécialisation trophique - Relations insectes-plantes - Acridiens - Orthoptères-Acridoidea.

KEY-WORDS : Trophic specialization - Plant-insect relationships - Grasshoppers - Orthoptera acridoidea.

RÉSUMÉ (Article de synthèse)

Les études récentes ont montré la diversité des régimes alimentaires et des relations acridiens-plantes. Toutes les étapes de la spécialisation trophique, de la monophagie à la polyphagie sont observées. Les différents facteurs susceptibles de réduire le spectre de plantes consommables par une population acridienne sont envisagés à travers les exemples pris dans la faune ouest-africaine et la littérature. La taxonomie des plantes intervient seulement dans la définition de trois grands types de régime : graminivore, non-graminivore et mixte. La constitution biochimique, la distribution spatiale, le cycle annuel des végétaux doivent être considérés ensemble pour tenter d'expliquer les situations décrites. La structure du tapis végétal est un élément fondamental dans la description de la niche écologique des criquets. Enfin, les Orthoptères sont l'objet d'une importante prédation. Les mécanismes d'échappement au prédateur créent des contraintes essentielles dans la mise en place des relations criquets-plantes. La plante est non seulement la source nutritive, mais aussi l'habitat du criquet. Les deux composantes peuvent être ou non confondues dans la même espèce végétale.

SUMMARY (Review paper)

The choice of nutritive plants and the trophic specialization of acridoidea (orthoptera)

Last years studies showed the diversity of diets and grasshoppers-plants relationships. All steps of trophic specialization from monophagy to polyphagy are observed. Factors which are responsible of the reduction of the consumed plant's spectrum are overviewed through examples taken in the West African fauna and the literature. The taxonomy of the plants consumed only explain the main types of diets, graminivorous, forbivorous and mixed one. The plant's biochemical constitution, spatial distribution and life-cycle must be considered to understand the different levels of trophic specialization observed. The vegetation structure is an important factor in the constitution of the ecological niche. Orthoptera are an important source of prey. Mechanisms of escape from predators make constraints in the installation of grasshoppers-plants relationships. The plant is not only of food resource but also the grasshopper's habitat. The two components may be or not merged in the same plant species.

Les relations herbivores-plantes montrent tout un spectre de spécialisations plus ou moins étroites.

Les herbivores n'utilisent qu'une faible part du potentiel offert par un environnement végétal complexe : ils «sélectionnent» leurs sources alimentaires. Les critères décisifs pour la sélection des ressources alimentaires par l'espèce ou la population ne sont pas nécessairement les mêmes que ceux du choix des plantes consommées par l'individu. L'animal se nourrit sur un végétal lui apportant les éléments nécessaires à son développement et à sa reproduction. Il choisit sa source alimentaire en fonction de critères visuels, olfactifs ou gustatifs.

Quelle est, alors, la part du monde végétal accessible aux acridiens ?

Comment un criquet reconnaît-il les sources alimentaires adéquates : reconnaît-il la plante par ses simples caractéristiques intrinsèques ou l'associe-t-il à son environnement ?

Dès 1913, VESTAL remarquait l'étroite association entre la distribution des criquets et les associations végétales. Aujourd'hui, de nombreuses études tentent de comprendre les mécanismes de cette association.

Il est souvent difficile de comparer les résultats acquis par l'étude des acridiens avec les théories actuellement en cours. En effet, la majorité des études sur les relations plantes-insectes concerne les Holométales, Coléoptères et Lépidoptères (voir KOGAN, 1977, GILBERT, 1977, DETHIER, 1980, JERMY, 1984, RHOADES, 1985, par exemple). Le hiatus séparant larves et adultes et le rôle déterminant du comportement de ponte de la femelle dans la définition de la plante-hôte chez les Holométales ne permet pas d'élargir aux autres Insectes les théories élaborées à partir d'études sur ces Holométales. En effet, les acridiens ont des juvéniles et des adultes dont l'écologie est généralement assez proche et leurs pontes s'effectuent le plus souvent dans le sol et non sur la plante-hôte.

Cet article aborde succinctement différents aspects des relations Acridiens-Plantes qui entrent en jeu dans la limita-

* Reçu le 7 avril 1988 ; version remaniée acceptée le 20 avril 1989

TABLEAU I

Exemples de travaux concernant les régimes alimentaires des acridiens

OT : Prises de nourriture observées sur le terrain.

PL : Préférences observées au laboratoire.

TD : Etude du contenu du tube digestif.

F : Etude du contenu des fèces.

Md : Etude de la morphologie mandibulaire.

Div : Utilisation des différentes méthodes.

AUTEURS	ANNÉE	MÉTHODE	ACRIDIENS ÉTUDIÉS
Bail E.D.	1936	OT	Espèces de l'Arizona
Isely F.B.	1938	PL	Acridiens du Texas
Isely F.B.	1944	MD	Acridiens du Texas
Afzal Husain M. et al.	1946	PL	<i>Schistocerca gregaria</i>
Isely F.B.	1946	PL	5 acridiens du Texas
Williams L.H.	1954	OT	Acridiens britanniques
Chapman R.F.	1957	TD	<i>Nomadacris septemfasciata</i>
Gangwere S.K.	1961	diverses	Orthoptères du Michigan
Gangwere S.K.	1962	Forme des fèces	Divers Orthoptères
Chapman R.F.	1964	TD et MD	Faune du Ghana
Mulkern et al.	1964	TD	Acridiens du Dakota
Gangwere S.K.	1965	PL	<i>Arphia sulphurea</i>
Kaufmann T.	1965	PL	<i>Acridoidea bavarois</i>
Kaufmann T.	1965	PL	<i>Zonocerus variegatus</i>
Blackith R.E. et Blackith R.M.	1966	Couleur TD	Morabinae australiens (200 sp)
Abushama F.T.	1968	PL	<i>Poecillocerus hieroglyphicus</i>
Hummelen P. et Gillon Y.	1968	TD	Acridiens de Lamto
Hewitt G.B.	1968	PL	<i>Melanoplus sanguinipes</i>
Mulkern et al.	1969	TD	Acridiens des plaines des USA
Pruess K.P.	1969	PL	<i>Phaenocarpa nebrascensis</i>
Chu I.W. et Knutson H.	1970	PL	8 acridiens américains
Bernays E.A. et Chapman R.F.	1970	TD	<i>Chorthippus parallelus</i>
Bailey C.G. et Wiegert P.W.	1971	TD	<i>Encyrtolophus sordidus costalis</i>
Ueckert D.N. et Hansen R.M.	1971	TD	Acridiens du Colorado
Gangwere S.K.	1973	diverses	Orthoptéroïdes des Canaries
Gagnwere et Morales Agacino	1973	diverses	Orthoptéroïdes espagnols
Banfill J.C. et Brusven M.A.	1973	TD	Acridiens de l'Idaho
Afolabi Toyé S.	1974	OT	<i>Zonocerus variegatus</i>
Duke K.M. et Crossley D.A. Jr.	1975	PL	<i>Trimerotropis saxatilis</i>
Gangwere S.K. et Ronderos R.A.	1975	diverses	<i>Acridoidea argentinis</i>
Otte D.	1975	PL	<i>Schistocerca</i>
Bernays E.A. et al.	1976	OT + TD + PL	<i>Locusta migratoria</i>
Gangwere S.K. et al.	1976	TD	Acrididae du Michigan
Launois M.H.	1976	PL	26 espèces du Sahel
Launois M.H.	1976	F	<i>Locusta migratoria capito</i>
Vila de Arguelo N.F.	1977	Md + F	15 espèces d'Argentine
De Gregorio R. et Brunel J.F.	1977	OT	<i>Zonocerus variegatus</i>
Otte D. et Joern A.	1977	TD	Acridiens des déserts américains
Ba-Angood S.A.S.	1977	PL	<i>Sc. gregaria</i> , <i>L. migratoria</i> et <i>Poecillocerus hieroglyphicus</i>
Brunel J.F. et De Gregorio R.	1978	TD	<i>Zonocerus variegatus</i>
Fry B. et al.	1978	RI	25 espèces du Texas
Boys H.A.	1978	PL	<i>Oedaleus senegalensis</i>
Rowell H.F.	1978	?	Acridiens sud-américains
Sheldon J.K. et Rogers L.E.	1978	TD	8 sp. de l'état de Washington
Joern A.	1979	TD	Acridiens du Texas
Villalobos C. de	1980	Md + OT	19 espèces d'Argentine
Schaller G. et Kohler G.	1981	PL	3 acridiens de R.F.A.
Landa K. et Rabinowitz D.	1983	PL	<i>Arphia sulphurea</i>
Joern A.	1983	TD	Acridiens du Nebraska
Rowell et al.	1983	PL	2 sp. Eumastacoidea
Koman J.	1983	OT	<i>Zonocerus variegatus</i>
Patterson B.D.	1983	MD	Acridiens des déserts américains
Patterson B.D.	1984	MD	Acridiens des déserts américains
Ben Halima et al.	1984	F	<i>Docostaurus maroccanus</i>
Mestre J.	1984	TD	<i>Machaeridia bilineata</i>
Capinera J.L.	1985	PL + TD	<i>Paropomala wyomingensis</i>
Joern A.	1985	TD	Acridiens du Nebraska
Rowell C.H.F.	1985a, b	PL + TD	<i>Rhachicreagra du Costa-Rica</i>
Chara B. et al.	1986	F	<i>Omocestus ventralis</i>
Chara B.	1987	F	<i>Calliptamus</i>
Pfadt R.E. et al.	1988	TD	3 espèces de l'Arizona
Le Gall P. et Gillon Y.	1989	F	Acridiens de Côte d'Ivoire

tion de la niche trophique des acridiens et montre le caractère particulier de ce groupe d'Insectes comparé aux Holométaboles.

I — RÉGIME ALIMENTAIRE DES ACRIDIENS

L'analyse de ces régimes est facilitée par la détermination aisée des fragments d'épidermes contenus dans le tube digestif ou dans les fèces (MULKERN et ANDERSON, 1959 ; BRUNSVEN et MULKERN, 1960 ; GANGWERE, 1961 ; CHAMPAN, 1964 ; GUEGEN *et al.*, 1975 ; LAUNOIS-LUONG, 1976a ; BEN HALIMA *et al.*, 1984, etc.). Toutefois, de nombreuses études se restreignent à l'observation des comportements sur le terrain ou au laboratoire (tab.I).

Le tableau I montre la localisation des principales études effectuées. Beaucoup d'auteurs ont analysé le régime des criquets nord-américains, dans les milieux désertiques ou les prairies. En milieu tropical, les études restent rares. Quelques unes portent sur l'Amérique du Sud et Centrale. En Afrique intertropicale, CHAPMAN (1964) décrit les grandes lignes du régime des acridiens ghanéens. La station de Lamto en Côte d'Ivoire est l'un des points où l'on connaît le mieux le régime alimentaire du peuplement acridien dans son ensemble (HUMMELEN et GILLON, 1968 ; MESTRE, 1984 ; LE GALL, 1986 ; LE GALL et GILLON, 1989). Enfin différents travaux définissent le régime des espèces potentiellement dangereuses pour les cultures (*Schistocerca sp.*, *Locusta migratoria*, *Zonocerus variegatus*, *Dociostaurus maroccanus*, *Calliptamus sp.*, etc.).

Deux grands types de régimes sont aisément séparables : les consommateurs de Graminées (= graminivores) et les consommateurs d'autres familles végétales (= non-graminivores). Les non-graminivores consomment autant des plantes herbacées que des feuilles d'arbres ou d'arbustes. Nous n'utiliserons donc pas le terme de forbivore, issu de la littérature anglo-saxonne, et qui ne devrait s'utiliser que pour les consommateurs d'herbacées non-graminéennes. Les graminivores sont aussi les consommateurs de Cypracées.

Chez certaines espèces, le régime alimentaire varie au cours du cycle de développement, en montrant une tendance à se diversifier (BEN HALIMA *et al.*, 1984 ; BERNAYS et CHAPMAN, 1970 ; BERNAYS *et al.*, 1975 ; MULKERN *et al.*, 1969).

Comme dans tous les grands groupes d'herbivores, on observe chez les acridiens des espèces consommant de nombreuses espèces végétales et d'autres ne s'attaquant qu'à un petit nombre d'espèces, voire une seule espèce. Tous les intermédiaires entre ces deux états existent. Chez les Holométaboles, on retrace aisément une succession reliant les polyphages ou oligophages puis, enfin, aux monophages.

Chez les criquets la situation est plus compliquée, on observe une imbrication entre les différentes définitions du régime. Il est en effet possible d'assimiler les graminivores consommant plusieurs espèces de graminées à des polyphages. Pourtant la spécialisation des graminivores en fait des oligophages (cf. fig. 1 et ci-dessous)

Oligophagie

Les espèces oligophages sont celles dont le spectre trophique est limité à un genre ou une famille végétale donnée. Il y a correspondance entre les critères de sélection de la plante-hôte par l'Insecte et la taxonomie végétale.

Tout un ensemble de sous-familles d'acridiens consomme des Graminées à l'exclusion de toute autre plante (Fig. 2). Cette spécialisation alimentaire correspond à une diversification taxonomique importante. Le régime graminivore s'accompagne d'adaptations morphologiques des mandibules et de la partie antérieure du tube digestif. Ce régime est peu répandu. Il correspond au développement de groupes taxonomiques particuliers : Satyridae chez les Lépidoptères et Acrididae chez les Orthoptères.

Les graminivores sont le seul exemple d'une corrélation étroite entre taxonomie et spécialisation alimentaire chez les acridiens. Ce sont les seuls oligophages connus avec certitude.

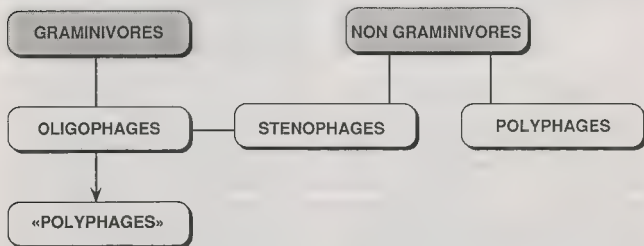


FIG. 1. — Relations entre les grands types de régime définis suivant la composition spécifique ou la composition en graminées et non-graminées.

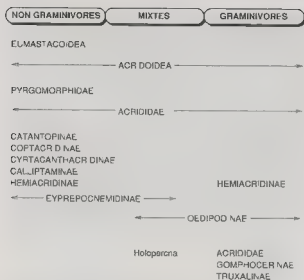


FIG. 2. — Type de régime alimentaire des familles acridiennes présentes en Côte-d'Ivoire.

Polyphagie

Selon la définition classique, le polyphage est un animal dont le régime comprend différentes espèces issues de plusieurs familles végétales.

Baucoup d'espèces acridiennes sont de véritables polyphages consommant de nombreuses espèces végétales de familles différentes. Toutefois la notion de polyphagie recouvre divers comportements alimentaires. La population définie comme polyphage peut être composée d'individus eux-même polyphages ou bien au contraire d'individus ayant chacun un régime spécialisé sur un petit nombre de végétaux (BEN HALIMA *et al.*, 1985). De plus, la polyphagie peut être plus ou moins étendue, allant de la consommation de la majorité des végétaux disponibles à la consommation de seulement quelques espèces non apparentées sur le plan

taxonomique. Les proportions de plantes ingérées varient beaucoup suivant les espèces. Elles peuvent correspondre aux densités relatives des espèces végétales observées sur le terrain (BERNAYS et CHAPMAN, 1970, GUEGEN, 1976, BOYS, 1978, MESTRE, 1984) ou bien résulter d'un choix réel augmentant l'ingestion de certaines espèces, qu'elles soient abondantes ou rares (WILLIAMS, 1954; BAILEY et RIEGERT, 1971; LAUNOIS-LUONG, 1976a, JOERN, 1979, 1983). Certains polyphages se caractérisent par la consommation dans de fortes proportions d'une seule espèce végétale qui peut représenter jusqu'à 60 % du régime, «polyphages préférentiels». Cette plante est d'ailleurs la seule consommée au laboratoire face à un choix représentatif des plantes observées dans le milieu où vivent ces criquets. En Côte d'Ivoire, deux espèces présentent ce type de régime : *Dictyophorus griseus*, à l'état juvénile, préférant *Crinum ornatum*, une Amaryllidacée; *Heteracris guineensis* préférant une Acanthacée de lisière, *Hypoestes verticillaris*.

La majorité des acridiens se classe aisément soit en graminivores, soit en non-graminivores. Toutefois, il existe des espèces possédant un spectre alimentaire très large comprenant à la fois des graminées et des non-graminées. Parmi ces espèces on distingue deux types différents suivant le régime de base de leur groupe d'origine :

- les espèces appartenant à un groupe primitivement non-graminivore : elles donnent une image de ce qu'ont pu être les débuts de la graminivorie et appartiennent à des groupes anciens comme les Eyprepocnemidinae ;

- les espèces appartenant à des groupes primitivement graminivores ; ce sont des groupes plus récents dans leurs origines, moins distincts des groupes proches, comme les Oedipodinae.

Chez les Oedipodinae, à l'opposé des Eyprepocnemidinae, on observe des espèces typiquement graminivores, *Gastromargus* par exemple.

L'adaptation à la géophilie est très fréquente chez les criquets à régime mixte. C'est le cas chez la majorité des Oedipodinae. Chez les Eyprepocnemidinae, la géophilie est plus ou moins accentuée suivant les espèces.

Un mode de vie moins lié à la plante, dans son rôle de support, est évidemment plus favorable à une niche trophique large (OTTE et JOERN, 1977).

TABLEAU II

Espèces acridiennes sténophages étudiées en Côte-D'Ivoire (Station de Lamto)

ACRIDIEN	FAMILLE	PLANTE-HÔTE	FAMILLE	LOCALISATION
<i>Afromastax zebra</i>	Thericleidae	<i>Bersama abyssinica</i>	MELIANTHACÉES	Lisières
<i>Bocagella acutipennis</i>	COPTACRIDINAE	<i>Vernonia guineensis</i>	COMPOSÉES	Savane
<i>Eucoptiacra spathulacauda</i>	COPTACRIDINAE	<i>Lippia multiflora</i>	VERBENACÉES	Savane arbustive
<i>Anthermus granosus</i>	CATANTOPINAE	<i>Lippia multiflora</i>	VERBÉNACÉES	Savane arbustive
<i>Stauracris magnifica</i>	CATANTOPINAE	<i>Crotalaria goreensis</i>	PAPILIONACÉES	Piste de savane
<i>Stenocroblytus festivus</i>	CATANTOPINAE	<i>Harungana madagascariensis</i>	HYPERICACÉES	Lisière et plantations
<i>Podolula ancisa</i>	CATANTOPINAE	<i>Setaria sp.</i>	GRAMINÉES	Forêt
<i>Zacompso festa</i>	ACRIDINAE	<i>Setaria sp.</i>	GRAMINÉES	Lisière-forêt
<i>Anablepia granulata</i>	GOMPHOCERINAE	<i>Bracharia sp.</i>	GRAMINÉES	Savane

Sténophagie

L'herbivore monophage ne consomme qu'une seule espèce végétale, voire quelques espèces très proches d'un même genre.

On peut considérer comme sténophages les criquets dont la population est globalement monophage mais qui sont capables de consommer en très petite quantité d'autres plantes que celles constituant le régime de la population.

Les acridiens sténophages ont été peu étudiés, sauf sur le continent américain (ÖTTE et JOERN, 1977).

En Côte d'Ivoire, plusieurs espèces ont des régimes très spécialisés. Les cas de sténophagie sont observés aussi bien chez les non-graminivores que chez les graminivores (Tab II). Dans la majorité des cas, la plante-hôte principale représente toujours moins de 90 % du régime observé. Il y a toujours une part d'infidélité au régime habituel de la population même chez les espèces apparemment les mieux adaptées à un régime monophage.

Particularités des acridiens

Chez les acridiens, une classification en polyphages et sténophages, liée au nombre d'espèces végétales consommées par rapport aux potentialités du milieu et du criquet, se substitue à la classification classique, polyphages - oligophages - sténophages, liée à la taxonomie des plantes consommées.

Les études réalisées jusqu'ici n'ont pas mis en évidence de réelle relation entre taxonomie végétale et consommation par les acridiens. On peut observer, tout au plus, que quelques familles végétales sont plus utilisées que les autres.

Ainsi, les Composées sont largement consommées tant par certaines espèces africaines que par certaines espèces américaines (ROWELL, 1985 a).

En Côte d'Ivoire, les criquets du genre *Stenocrobylus* fréquentent régulièrement les Hypéricacées, *Harungana madagascariensis* pour *St. festivus* et *Psorospermum febrifugum* pour *St. cinabrinus*.

Les Eumastacidae sont connus pour avoir de nombreuses espèces inféodées aux fougères (ROWELL *et al.*, 1983). Toutefois, les deux espèces observées en Côte d'Ivoire se nourrissent sur *Bersama abyssinica* pour *Afromastix zebra* et sur des arbres de savane et de lisière pour *Euschmidia congensis*. Par ailleurs, les Morabinae australiens se nourrissent aux dépens des diverses familles non-graminéennes (BLACKITH et BLACKITH, 1966).

Sur le plan écologique, graminivores et non-graminivores se placent au même niveau. Le développement intense des étendues graminéennes a déterminé l'importance numérique des espèces graminivores. La moitié des espèces du peuplement des savanes de Lamto en Côte d'Ivoire est composée de graminivores. La plupart des espèces dominantes en fréquence et en densité à un régime graminivore (LE GALL, 1986). Du fait de l'importance conjointe des Graminées et des criquets les consommant, on peut placer graminivores et non-graminivores à égalité sur un même niveau, bien que les uns soient de vrais polyphages alors que les autres ne sont qu'oligophages : on décrit de la même façon l'amplitude du régime des graminivores et des non-graminivores, et définit ainsi des «polyphages» et des «sténophages» aussi bien chez les graminivores que chez les non-graminivores.

II — RECONNAISSANCE DE LA SOURCE ALIMENTAIRE

On accorde généralement une part essentielle aux processus biochimiques dans la reconnaissance de la plante-hôte, la prise de nourriture et la définition du spectre de plantes utilisables par l'insecte phytophage (CHAMPAN, 1977 a. KOGAN, 1977, DETHIER, 1980). C'est, toutefois, un ensemble de stimulus physico-chimiques qui entrent en jeu dans la perception de la ressource alimentaire (MURALIRANGAN et MURALIRANGAN, 1985). L'insecte reconnaît sa ou ses plantes-hôtes par des stimulus visuels (PROKOPY et OWENS, 1983), olfactifs et gustatifs (FINCH, 1980, STAEDLER, 1982) ou même tactiles.

A — ORGANES IMPLIQUÉS ET SÉQUENCE COMPORTEMENTALE

La reconnaissance chimique de la plante-hôte est le fait d'organes sensoriels situés sur les antennes (ABUSHAMA, 1968) ou encore sur les pièces buccales (HASKELL et SCHOONHOVEN, 1969, SINOIR, 1969). Malgré son importance dans la recherche de la ressource alimentaire (MURALIRANGAN *et al.*, (1962) ont montré l'attraction de *Schistocerca gregaria* à jeun par diverses odeurs émises par des aliments, MODDER (1984) décrit l'attraction de *Zonocerus variegatus* par les inflorescences d'*Eupatorium odoratum*, composée très commune en Afrique de l'ouest et importée d'Amérique latine. Nous avons, de même, observé l'attraction de *Phymateus cinctus* par cette plante en Côte d'Ivoire.

La prise de nourriture est précédée d'une séquence comportementale de reconnaissance (SINOIR, 1969, BLANEY et CHAMPAN, 1970, LOUVEAUX, 1978, MORDUE, 1979). Généralement le criquet explore la surface de la feuille avec ses palpes avant de mordre. Le rejet du végétal s'effectue habituellement après la morsure. Toutefois, chez *Locusta migratoria* et *Schistocerca gregaria*, il peut y avoir rejet de la plante inhabituelle juste après l'étape de palpation et sans morsure (BLANEY *et al.*, 1985). Ce comportement résulte d'une sorte d'apprentissage, l'insecte associant les stimulus enregistrés par ses palpes avec le rejet qui suit les premières morsures (BLANEY et SIMMONDS, 1985).

B — SUBSTANCES IMPLIQUÉES

De nombreuses substances végétales jouent le rôle de signal modulant le comportement de prise de nourriture des herbivores (KOGAN, 1977).

La recherche d'une source de nourriture adéquate passe par la reconnaissance de substances phagostimulantes ou bien répulsives, dont la nature est très variable.

Phagorépulseurs

De nombreuses molécules végétales ont été décrites comme toxiques vis-à-vis des phytophages. Le pouvoir toxique de certaines de ces substances se double souvent de la capacité à pouvoir bloquer certaines séquences du comportement de prise de nourriture. Ceci n'est toutefois pas obligatoire. Chez *Melanoplus biviatus*, HARLEY et THORSTEINSON (1967) mettent en évidence la toxicité de certains stéroïdes qui n'affectent en aucune mesure la prise de nourriture de l'in-

secte lorsqu'on les ajoute dans le milieu artificiel qui leur sert de nourriture.

L'exemple des Méliacées est des plus caractéristiques. Ces plantes (en particulier *Azadirachta indica*, *Melia azedarach* et *Melia volkensii*) contiennent des substances phagorépusives très efficaces envers *Schistocerca gregaria* (LÉVIE *et al.*, 1967, BUTTERWORTH et MORGAN, 1968 et 1971, MWANGI, 1982). En revanche, l'azadirachtine est totalement inefficace envers divers acridiens américains dont *Schistocerca lineata* et *Sch. vaga* (MULKERN et MONGOLKITT, 1975).

Plus d'une cinquantaine d'acides aminés non-protéiques ont été testés par NAVON et BERNAYS (1978). La plupart inhibe la prise de nourriture des espèces graminivores testées (*Locusta migratoria* et *Chortoicetes terminifera*). Par contre, *Schistocerca gregaria* est peu sensible à ces acides aminés.

La présence d'une substance active n'est pas le seul déterminant. Sa concentration dans l'organe végétal est un point capital dans la réalisation du blocage de la prise de nourriture.

Des extraits acétoniques de *Calotropis procera* déclenchent des comportements de prise de nourriture de la part de *Locusta migratoria* et *Schistocerca gregaria* (MEHROTRA et RAO, 1966) alors que l'on peut en extraire une fraction phagorépusive (même en présence de saccharose) composée d'alcaloïdes (RAO et MEHROTRA, 1977). Dans ce cas, la concentration en alcaloïdes dans les extraits acétoniques est trop faible pour déclencher la répulsion.

Le faible impact des répulsifs à basse concentration est compensé par l'effet cumulatif que peuvent avoir différents répulsifs comme l'ont montré ADAMS et BERNAYS (1978) sur *Locusta migratoria* avec des composés phénoliques extraits de *Sorghum bicolor*.

La différence de réponse observée entre les spécialistes et les généralistes est souvent due à des différences de sensibilité aux phagorépusifs.

Les acides aminés non-protéiques des feuilles d'*Acacia* (homoarginine, acide pipécolique et acide 4-hydroxy pipécolique) ont un rôle phagorépusif marqué vis-à-vis de *Locusta migratoria*. Par contre, *Anacridium melanorhodon* (espèce non-graminivore à tendance arboricole) est insensible aux concentrations habituelles des feuilles en ces substances. Toutefois, pour l'homoarginine et l'acide pipécolique, les effets inhibiteurs sont additifs chez *Anacridium* et non chez *Locusta* (VANS et BELL, 1979).

Les lactones sesquiterpéniques d'*Artemisia ludoviciana*, comme l'achilène, ont une activité phagorépusive sur un polyphage (*Melanoplus sanguinipes*) à des doses (0,5 %) inférieures à celles présentes dans le feuillage (2 %). Par contre, l'activité phagorépusive de l'achilène vis-à-vis d'*H. alba* (spécialisé sur *A. ludoviciana*) apparaît à des concentrations doubles de celles des feuilles (BLUST et HOPKINS, 1987).

L'évolution physiologique de la plante modifie son attractivité pour les acridiens. Les jeunes pousses de graminées sont, en général, moins appétentes que les feuilles mûres (BERNAYS *et al.*, 1974).

Les acridiens graminivores étudiés se montrent particulièrement sensibles à de très nombreuses substances présentes dans les plantes de familles autres que les graminées. La barrière constituée par les phagorépusifs est un des mécanismes les plus efficaces du maintien de l'oligophagie des graminivores (BERNAYS et CHAPMAN, 1975, 1977).

Phagostimulants

A l'inverse des précédentes, un grand nombre de substances nutritives ou non (BERNAYS et CHAPMAN, 1978) initient ou stimulent la prise de nourriture.

Parmi les substances nutritives on peut citer les sucres (COOK, 1977; BERNAYS et CHAPMAN, 1978), des protéines et des acides aminés (THORSTEINSON et NAGAR, 1963, LE BERRE et MAINGUET, 1973). En ce qui concerne les substances non nutritives, leur rôle reste mal connu. Seuls *Schistocerca gregaria* et *Locusta migratoria* ont fait l'objet de recherches (BERNAYS et CHAPMAN, 1977; CHAPMAN et BERNAYS, 1977).

Peu de chercheurs se sont attachés à mettre en évidence des substances phagostimulantes spécifiques pouvant intervenir dans les processus de reconnaissance. L'étude d'espèces sténophages permettrait peut-être de déceler l'existence de telles substances. *Hypochlora alba* est un criquet américain sténophage ne se nourrissant que d'*Artemisia ludoviciana*. BLUST et HOPKINS (1987) ont démontré que les fractions monoterpéniques de cette *Artemisia* sont appétentes pour *Hypochlora alba*.

Localisation des substances actives dans la plante

Les substances actives sont souvent présentes dans les tissus végétaux, mais on en décèle aussi à la surface de la feuille. Chez *Sorghum bicolor*, ce sont des esters à courte chaîne carbonée, plus volatils que ceux à longue chaîne, qui ont un effet répulsif vis-à-vis de *Locusta migratoria* (WOODHEAD, 1983). CHAPMAN (1977 b) évoque le rôle des cires de surface dans le choix de la plante consommée. BERNAYS *et al.* (1976) ont montré que la morsure par *Locusta migratoria* pouvait être provoquée par la présence d'extraits liposolubles de la surface de *Poa annua*.

C — CONDITIONNEMENT

POPOV *et al.* (1978) sont arrivés à conditionner des criquets migrants (*Schistocerca gregaria*) à ne consommer qu'une seule plante et à rejeter plus ou moins complètement les plantes présentées en alternative. A cet effet, les criquets sont nourris pendant un mois sur une seule plante puis mis en présence d'une deuxième plante en plus de la plante initiale. En conditions de choix, le conditionnement tient plus ou moins longtemps en fonction des qualités nutritives des plantes mises en compétition.

Il existe au moins deux niveaux de reconnaissance des plantes alimentaires pour le phytophage mobile. Au premier niveau, l'animal doit trouver la plante favorable dans son environnement : vision et olfaction sont les deux moyens utilisés. Ensuite, dans un deuxième temps, une fois la plante localisée, le phytophage confirme son diagnostic par une analyse olfactive proche (contacts antennaires ou avec des récepteurs localisés sur les pattes) et gustative.

Des phénomènes d'apprentissage, ou plutôt de conditionnement, reliant les différents niveaux de perception (gustatif, olfactif puis visuel) ou renforçant un niveau permettraient d'améliorer les performances des phytophages. Cet aspect de la recherche de la nourriture était très délaissé par les acridologues jusqu'à ces dernières années. Les résultats obtenus sont encore très fragmentaires. Il s'agit d'une voie de recherche apparemment très prometteuse.

L'apprentissage permet à l'acridien d'associer une source nutritive favorable (sans phagorépulseurs et avec phagostimulants) avec un environnement visuel et olfactif précis qui sera le guide de la recherche à longue et moyenne distance. Récemment, BERNAYS et WRÜBEL (1986) ont montré que *Melanoplus sanguinipes* est capable d'associer la présence de la nourriture avec la couleur de la boîte qui la contient. LEE *et al.* (1987) ont montré que des individus de *Schistocerca americana* nourris sur menthe ont une plus forte attirance pour l'odeur de menthe que ceux nourris sur blé germé.

L'alimentation sur une source nutritive présentant des phagorépulseurs pourrait se réaliser grâce à l'acquisition d'une certaine accoutumance à ces substances. Ainsi, le blocage de prise de nourriture dû aux phagorépulseurs ne serait pas insurmontable. Ceci est supporté par les observations de SZENTESI et BERNAYS (1984) qui décrivent la possibilité d'une accoutumance de *Schistocerca gregaria* à la présence de phagorépulseurs, en l'occurrence un dérivé de la nicotine.

III — INFLUENCE DES QUALITÉS NUTRITIVES DES VÉGÉTAUX

Les criquets ne sélectionnent pas obligatoirement les végétaux les plus riches sur le plan nutritif.

La majorité des plantes contient les éléments nutritifs indispensables aux acridiens. C'est plus l'accessibilité de ces éléments nutritifs qui jouera un rôle limitant dans le choix des plantes consommées par les criquets.

A — APPORT NUTRITIF

Besoins en substances organiques

Les besoins nutritifs sont largement discutés par DADD (1964). Les plantes-hôtes convenables sont essentiellement celles qui assurent un bon développement corporel et une bonne reproduction de par leur teneur en protéines. Celle-ci est mesurée directement (LEE et WONG, 1978), ou indirectement par dosage de l'azote libre (SMITH et NORTH-COTT, 1951; MC NEIL et SOUTHWOOD, 1978; WATTSON, 1980) ; les besoins en acides aminés essentiels (ROCK, 1972) rejoignent ce besoin en protéines.

Beaucoup d'espèces d'Orthoptères ont besoin d'une alimentation riche en caroténoïdes afin de réaliser la coloration de leur tégument (DADD, 1961; NAYAR, 1964 a, ROEWEL, 1971 et ROTHSCHILD, 1975), coloration jouant un rôle essentiel dans les comportements défensifs vis-à-vis de prédateurs potentiels.

Une carence en ces composés se solde par un retard de développement ou encore par des problèmes au moment de la mue. BERNAYS et WOODHEAD (1984) ont montré que le taux de phénylalanine limite la conversion de la nourriture ingérée en poids corporel chez les juvéniles de *Schistocerca gregaria*. L'acide linoléique se révèle nécessaire au bon déroulement de la mue chez *Melanoplus bivittatus* (NAYAR, 1964 b).

Des mécanismes comportementaux interviennent pour assurer l'apport en molécules essentielles. Les juvéniles de *Locusta migratoria* régulent leur prise de nourriture sur des milieux artificiels à teneur variable en protéines et en sucre, en fonction du taux de protéines, compensant la baisse de celui-ci par une augmentation de la fréquence des repas (SIMPSON et ABISGOLD, 1985).

Besoins en eau

L'eau est un facteur important pour bon nombre d'acridiens qui colonisent les milieux arides où atteignent leur période de reproduction aux moments les plus secs de l'année. Elle peut être considérée comme un phagostimulant (BARTON-BROWNE *et al.*, 1975). Si l'insuffisance en eau est néfaste, son excès constitue un facteur limitant la prise de nourriture (SINOIR, 1968) et peut affecter la croissance des acridiens (Mc KINLAY, 1981). Le bon équilibre hydrique de la plante est donc un facteur essentiel de son utilisation. Les juvéniles de *Schistocerca gregaria* sont capables de moduler leur alimentation sur des aliments secs ou frais en fonction des apports hydriques précédents et de leur équilibre osmotique interne (LEWIS et BERNAYS, 1985; ROESSINGH *et al.*, 1985).

En général, l'eau est apportée par l'alimentation dans les régions arides et en périodes de sécheresse, quand il n'y pas de rosée (BERNAYS et CHAPMAN, 1973). Dans les conditions normales, les acridiens sont capables d'absorber de l'eau libre (GANGWERE, 1960; LOVERIDGE, 1975; BERNAYS, 1977). BEN HALIMA *et al.* (1983) ont montré que chez *Locusta migratoria* nourri sur blé lyophilisé, selon la technique décrite par LOUVEAUX *et al.* (1980), la ration minimale d'eau permettant la survie de la femelle est de 100 $\mu\text{l/j}$ et qu'une vitellogenèse normale apparaît à partir d'une ration de 300 $\mu\text{l/j}$.

Dans les milieux arides, le manque d'eau peut induire une infidélité plus ou moins passagère au régime alimentaire habituel. Il oblige parfois les criquets à consommer certaines plantes peu propices au développement mais dont la teneur en eau est relativement élevée. Ainsi, *Dociostaurus maroccanus*, au moment de l'assèchement du tapis végétal, augmente sa consommation de *Scorzonera pygmaea*, Composée qui reste verte mais est défavorable au développement ovarien du criquet (BEN HALIMA *et al.*, 1984).

Assimilation des plantes consommées

La qualité première d'une source alimentaire est d'être convertible en nutriments utilisables dans le développement, le maintien de l'organisme et la reproduction. La quantité d'énergie et de substances utiles extraites de la plante consommée dépend des caractéristiques de la plante (présence de cellulose, silice ou de substances gênant la digestion comme les tannins) et des capacités de système digestif du phytophage (équipement enzymatique, pH de fonctionnement). Les Coefficients d'Utilisation Digestive et de Conversion des aliments ingérés (WALDBAUER, 1968) représentent la résultante des interactions entre tube digestif et composition de la plante-hôte.

Les Orthoptères phytophages sont en moyenne moins efficaces que les autres phytophages (SCRIBER et SLANSKY, 1981). Toutefois, la majorité des résultats concernant les criquets portent sur des espèces graminivores. Or, on observe un décalage entre les valeurs de Coefficient d'Utilisation Digestive entre non-graminivores (valeurs les plus fortes) et graminivores (LE GALL, 1986). Ce décalage s'explique aisément par l'importance de la silice dans les feuilles de graminées.

L'hypothèse d'une meilleure efficacité des insectes spécialistes a parfois été émise. Elle va pourtant à l'encontre du fait que les phytophages se développent de la même façon que les sténophages. On n'observe pas de différence obligatoire entre l'efficacité digestive des sténophages et celle des polyphages (LE GALL, 1986). On peut seulement remarquer que

des sténophages (*Eucoptactra spathulacauda* et *Anthermus granosus*) présentent des Coefficients d'Utilisation Digestive élevés sur une plante indigène pour un polyphage très proche (*Eucoptactra anguliflava*).

Polyphagie et complémentarité des apports

Le fait qu'une plante fasse l'objet d'un choix (sur le terrain ou *a fortiori* au laboratoire) n'implique pas obligatoirement qu'elle permette, à elle seule, le bon développement et la reproduction du criquet observé.

Avoir un régime polyphage peut signifier qu'un criquet est capable d'utiliser différentes plantes au gré de ses rencontres ou bien alors doit consommer un spectre défini d'espèces végétales afin de mener à bien son développement. Les polyphages étudiés montrent généralement un meilleur développement lorsqu'on les élève sur plusieurs plantes plutôt que sur une seule espèce (MC FARLANE et THORSTEINSON, 1980). Toutefois, chez certains *Melanoplus*, BAJOI et KNUTSON (1977) ont montré qu'une seule plante peut permettre un aussi bon développement qu'un mélange d'espèces,

B — «DÉFENSES» DES VÉGÉTAUX

Toxines végétales

De nombreuses substances végétales (alcaloïdes, sucres cyanogènes, lectines, acides aminés non-protéiques, etc.) sont des toxines puissantes vis-à-vis des animaux (BECK, 1965 ; ROZENTHAL et JANZEN, 1979 ; BELL, 1987 entre autres).

Pour certaines substances, un effet phagorépuif complet leur caractère toxique. L'azadirachtine, citée précédemment comme phagorépuif, est aussi un toxique qui diminue la motilité du tube digestif, ralentit la croissance, perturbe la mue et peut être mortel à des doses de 80 µg/g chez *Locusta migratoria* (MORDUE et al., 1985).

De nombreux acridiens consomment préférentiellement les végétaux riches en toxines (Tab. III). Chez ces criquets, la substance dont le rôle premier est la défense de la plante devient l'élément orientant la consommation du phytophage.

Ainsi, *Zonocerus elegans* est attiré par des disques de papier Whatman imprégné d'alcaloïdes qu'il consomme sans problème (BOPRE et al., 1984).

Chez les Pyrmorphidae, l'utilisation de toxines d'origine végétale s'accompagne d'une très grande polyphagie orientée toutefois vers la consommation de plantes riches en toxines. *Zonocerus variegatus*, le criquet puant répandu en Afrique de l'ouest, est capable de consommer du manioc, plante riche en sucres cyanogéniques et de causer des défoliations sévères sur cette plante. Toutefois, il la néglige si d'autres ressources sont disponibles (BERNAYS et al., 1977). Par contre, chez *Stauracoleis magnifica*, l'utilisation de toxines végétales s'accompagne d'une spécialisation sur *Crotalaria goreensis*, plante riche en alcaloïdes.

Les tannins sont souvent invoqués comme défenses des végétaux contre les herbivores (SWAIN, 1979). Chez les acridiens étudiés par BERNAYS et al. (1980), seules les espèces graminivores présentent des détériorations du tube digestif (lésions de l'épithélium du mésentéron). Les graminivores ne semblent pas touchés par les tannins. L'adjonction de tannin à la ration alimentaire a même un effet bénéfique sur la consommation et le développement d'*Anacridium melanorhodon*, criquet arboricole.

La consommation des Graminées est très limitée par la teneur de ces plantes en silice (MC NAUGHTON et TARRANTS, 1983 ; MC NAUGHTON et al., 1985). La silice entraîne en particulier une forte usure mandibulaire (ZOUHOURIAN et al., 1983). Les consommateurs de Graminées ont donc des adaptations très particulières du tractus digestif : mandibules spécialisées, jabot particulier du fait de la taille et de la forme des fragments ingérés.

Système de détoxification

Les phytophages qui consomment les plantes riches en substances toxiques doivent y être insensibles ou bien capables de les détruire (SOUTHWOOD et HASSELL, 1978 ; AHMAD, 1982 ; DOWN et al., 1983). Chez les criquets, ce problème a été peu étudié.

Une autre solution est de stocker ces substances. *Zonocerus elegans* a la faculté de stocker les cannabinoïdes de *Cannabis sativa* (ROTSCHILD et al., 1977) ; *Zonocerus variegatus*, les alcaloïdes de *Crotalaria* (BERNAYS et al., 1979). Les cardé-

TABLEAU III

Exemples d'acridiens africains consommant des plantes reconnues pour leur toxicité

CRIQUETS	PLANTES	TOXINES	RÉFÉRENCES
<i>Poekilocerus pictus</i>	Asclépiadacées	Cardénolides	FISHELSON, 1960
<i>Poekilocerus bufonius</i>	Asclépiadacées	Cardénolides	FISHELSON, 1960
<i>Zonocerus variegatus</i>	<i>Manihot esculenta</i>	Sucres cyanogéniques	BERNAYS et coll., 1977
<i>Zonocerus variegatus</i>	<i>Chromolaena odorata</i>	Alcaloïdes	BERNAYS et coll., 1979 ; MODDER, 1984
<i>Phymateus cinctus</i>	<i>Chromolaena odorata</i>	Alcaloïdes	LE GALL, 1986
<i>Stauracoleis magnifica</i>	<i>Crotalaria goreensis</i>	Alcaloïdes	LE GALL, 1986

nolides contenus dans *Calotropis procera* sont stockés par *Poekilocerus bufonius* (EUW *et al.*, 1967). Le stockage est souvent accompagné d'une utilisation des toxines d'origine alimentaire dans la défense du criquet contre ses prédateurs éventuels. Les différents criquets des genres *Zonocerus* et *Poekilocerus* possèdent des couleurs très marquées au rôle très probablement aposématique. Le stockage de toxines peut aussi être accompagné de la présence de glandes répugnatoires (UVAROV, 1966). Ces glandes sont d'ailleurs très certainement un lieu de stockage privilégié. Mais il n'existe pas de démonstration formelle de ce fait.

Enfin, la membrane péritrophique a été évoquée comme piège possible pour certaines toxines (BERNAYS, 1981 b).

Quand il n'y a ni détoxification, ni stockage, il peut exister une excrétion active des toxines. Ainsi, les tubes de Malpighi de *Zonocerus variegatus* sécrètent activement l'ouabaïne alimentaire, ce que ne font pas les tubes de Malpighi de *Locusta migratoria*, moins exposés aux toxines d'origine alimentaire (RAFAELI-BERNSTEIN et MORDUE, 1978).

Les tannins sont connus pour diminuer considérablement la digestibilité des aliments ingérés. Toutefois, BERNAYS (1978), BERNAYS *et al.* (1980) ont montré que l'adjonction de tannins ne modifie pas l'efficacité digestive des quinze espèces qu'ils ont étudiées.

C — INFLUENCE DU CYCLE PHOTOSYNTHÉTIQUE

Dès les années 70, certains auteurs se sont penchés sur l'influence des cycles photosynthétiques sur les caractéristiques nutritives des plantes. Deux voies photosynthétiques sont possibles. Dans la première, le gaz carbonique est fixé par du ribulose diphosphate et le cycle de Calvin commence par un phosphoglycaldéhyde à trois carbones (voie en C3). Dans la voie en C4, le gaz carbonique réagit avec un phosphoenolpyruvate pour former un malate ou un aspartate à quatre atomes de carbone.

CASWELL *et al.* ont avancé l'idée d'une plus faible valeur nutritive des plantes en C4 par rapport à celles en C3, plus riches en protéines et moins riches en hydrates de carbone de structure. CASWELL et REED (1976) ont montré que les fèces de criquets nourris sur des plantes en C4 contiennent plus de parois cellulaires intactes que les fèces des mêmes espèces nourries sur des plantes en C3. Cette hypothèse controversée a été récemment soutenue par HEIDORN et JOERN (1984).

IV — SPÉCIALISATION ALIMENTAIRE ET PRÉDICTIBILITÉ DE LA PLANTE-HÔTE

Trouver la plante qui va servir d'aliment est l'étape préliminaire indispensable à tout comportement trophique. La prédictibilité de la plante potentiellement consommable, c'est-à-dire la probabilité qu'à l'herbivore de la trouver, est liée (en plus de la capacité qu'a le criquet à la reconnaître) d'une part à sa distribution spatiale et d'autre part à son cycle annuel. La spécialisation alimentaire est une des réponses possibles au problème de la recherche de l'hôte

A — SPÉCIALISATION ALIMENTAIRE ET DISTRIBUTION SPATIALE

La mobilité de l'insecte influe sur sa distribution spatiale (TERMIER, 1988) et sur ses capacités de recherche de l'aliment (KARÉIVA, 1982).

A côté d'une approche concernant l'aspect nutritionnel de la recherche de sources alimentaires (besoins nutritifs, appétants, répulsifs, etc.), il a été développé une approche prenant en compte l'optimisation de la recherche elle-même (PYKE *et al.*, 1977 ; BELOVSKY, 1984)

Relation avec l'abondance des plantes consommées

La dominance de certaines espèces végétales est souvent mise en cause dans la détermination du régime alimentaire des polyphages.

Chez *Phaenothotus nebrascensis*, PREUSS (1969) observe une nette corrélation entre l'abondance du criquet et celle de sa plante préférée, *Agropyron smithi*, qui est aussi la graminée dominante du milieu où vit ce criquet. Toutefois, ce cas ne doit pas être généralisé.

Au laboratoire, en situation de choix face à des espèces végétales présentées deux par deux en proportions différentes, *Omocestus viridulus* consomme davantage la plante la plus abondante (COTTAM, 1985). Il y aurait alors conditionnement du choix sur la plante la plus abondante au départ.

Dans les milieux désertiques, les sténophages s'observent sur la plante la plus abondante et qui est disponible pendant la plus grande partie de l'année (ÖTTE et JOERN, 1977). ROWELL (1978), travaillant en forêt tropicale américaine, estime que la spécialisation alimentaire est apparue parce qu'elle favorise la rencontre des partenaires sexuels, la plante-hôte étant le lieu de rendez-vous. A Lamto, dans un milieu composite, frontière entre la savane et la forêt, il n'existe aucune règle générale. *Bocagella acutipennis* est spécialisée sur une plante commune et très répandue en savane, *Vernonia guineensis* (DUVIARD, 1970). Par contre, *Staurocleis magnifica* ne consomme que *Crotalaria goreensis*, très localisée et peu abondante. *Lippia multiflora* est une plante localisée dans les savanes arbustives. Elle est l'hôte presque exclusif de deux sténophages, *Anthermus granosus* et *Eucopactra spathulicauda*. Les Rubiacées du genre *Borreria*, parmi les plus abondantes en biomasse des espèces végétales non graminéennes de savane, sont très rarement consommées, ce que soit par des acridiens sténophages ou par des polyphages. Il est donc impossible de tenter une quelconque généralisation concernant les relations entre spécialisation alimentaire et abondance des espèces végétales.

Sédentarité des criquets sténophages

L'utilisation d'une plante localisée par un sténophage s'accompagne vraisemblablement d'une sédentarisation plus ou moins poussée de l'insecte. La plupart des espèces acridiennes étudiées sont des ravageurs se déplaçant plus ou moins et peu liés à leur environnement végétal dans leur phase de pullulation. On dispose donc de peu d'éléments sur le comportement des criquets potentiellement sédentaires.

Stenocrobylus festinus, étudié en Côte d'Ivoire, est un bon exemple d'acridien sédentaire sur sa plante-hôte principale, *Harungana madagascariensis* (LE GALL, 1986).

St. festivus présente un comportement de fuite très stéréotypé adapté à la structure de l'arbuste. *H. madagascariensis*. On peut en observer quelques individus sur d'autres espèces végétales, comme *Nauclea latifolia*. Ces végétaux ont un port, une taille et une situation dans le milieu identiques à ce que l'on observe pour *H. madagascariensis*. Le comportement journalier de chaque individu s'effectue à l'intérieur d'un « territoire » découpé en trois zones : une zone de repos, une zone d'alimentation et une zone de fuite. Ce comportement nécessite sans aucun doute la mémorisation des diverses zones et les adultes ne quittent pas l'arbuste, voire même la zone dans laquelle ils vivent. Tous les arbustes d'une lisière ne sont pas occupés. Par contre, ceux habités en 1982-83 l'étaient encore en 1988.

Dans les déserts américains, OTTE et JOERN (1977) ont étudié *Ligurotettix coquilletti*, espèce spécialisée sur un arbuste des déserts américains, *Larrea divaricata*. Mâles et femelles de cette espèce montrent une répartition aggrégative. Les deux sexes sont attirés par les mêmes arbustes. Les femelles recherchent un feuillage d'une certaine qualité chimique et choisissent les arbustes sur ce critère. Privées d'organes chémo-récepteurs, elles se répartissent au hasard sur les arbustes présents (SHELLY *et al.*, 1987). D'une génération à l'autre, ce sont toujours les mêmes arbustes qui sont habités. Enfin, ils ont pu mettre en évidence une véritable territorialité dans laquelle les mâles défendent le territoire qu'ils occupent.

Rôle de l'environnement des ressources dans le régime alimentaire

Le choix d'une plante n'est pas uniquement lié à ses caractéristiques nutritionnelles propres. Son environnement est à l'origine de stimuli influençant la recherche d'une source nutritive pour l'insecte. Ainsi, le gradient d'humidité environnant cette plante fait partie des facteurs directionnels entrant en jeu dans le comportement de l'insecte (SAXENA, 1978).

La niche écologique des criquets est définie en grande partie par la structure de l'environnement (OTTE et JOERN, 1977; LE GALL, 1986). Ainsi, *Locusta migratoria* recherche les zones herbacées denses, savanes ou steppes. Son choix pour certaines graminées s'exprime ensuite dans les contraintes de cet environnement (LAUNOIS-LUONG, 1975).

En Europe, CLARK (1948) sur *Chorihippus parallelus* et *Ch. bicolor* et HUGUENY (1984) sur *Caliptamus barbarus* ont montré le rôle du recouvrement herbacé dans le choix du biotope par ces criquets.

Les criquets ayant un régime alimentaire très diversifié illustrent bien les relations entre espèce et structure du milieu. La répartition des Eyprepocnemidinae de Lamto à régime mixte dépend du couvert arbusculaire ou arboré. Chaque espèce est majoritairement, parmi les Eyprepocnemidinae, dans un seul type de milieu (savane herbeuse, arbusculaire, arborée, lisière, bord de piste forestière). Le régime alimentaire comprend de moins en moins de graminées lorsque l'on passe de zones herbacées vers des zones à couvert plus dense.

Lieu de ponte et choix des ressources alimentaires

Chez la majorité des acridiens, la ponte s'effectue dans le sol. Les pontes endophytes sont rarement observées (GUEGEN, 1976; HILLIARD, 1982).

La ponte s'effectue dans des zones identiques aux zones d'alimentation ou en dehors. L'éclosion des juvéniles est généralement suivie d'une dispersion des individus qui

recherchent activement une ressource trophique convenable. Toutefois, chez certaines Pyrgomorphidae, comme les *Phymateus*, les jeunes d'une même ponte restent groupés en bandes qui se déplacent de buissons en buissons. La phase dispersive n'intervient qu'au moment de la mue imaginaire.

En Côte d'Ivoire, la présence de très jeunes larves de *Stenocrobylus festivus* ou *Stauracris magnifica* sur les plants occupés précédemment par des adultes suggèrent la proximité de la ponte près de la plante-hôte.

Dans certains milieux, on observe une séparation nette entre les sites de ponte et les sites où s'effectue la vie imaginaire. *Chrysocraon dispar* se développe dans les zones de pontes (zones à fougère aigle) pendant les deux premiers stades. Les juvéniles du troisième stade migrent vers les zones à molinie (*Molinia coerulea*) où s'effectue le reste du développement et la maturation imaginaire (GUEGEN, 1976).

De même, juvéniles et adultes d'*Ailopus strepens* ont des affinités pour des milieux différents : pelouses pour les juvéniles et zones dénudées pour les adultes (LUQUET, 1984).

Chez *Dociostaurus maroccanus*, les zones de pontes sont situées dans les lieux surélevés secs, tandis que les zones d'alimentation des jeunes et des adultes se trouvent dans les bas-fonds. Les femelles se déplacent uniquement pour la ponte vers les zones sèches et retournent se nourrir dans les bas-fonds (BEN HALIMA, 1983).

B — CORRÉLATION AVEC LE CYCLE DE LA PLANTE

La spécialisation alimentaire peut être le meilleur système assurant une bonne synchronisation entre le cycle du phytophage et celui de ses ressources trophiques.

Spécialisation alimentaire et pérennité de la ressource

Les différents cas de spécialisation alimentaire observés en Côte d'Ivoire concernent des plantes pérennes (*Lippia multiflora* et *Harungana madagascariensis*) mais aussi des plantes annuelles (*Crotalaria gorensis* et *Vernonia gorensis*). Les criquets spécialisés sur les plantes pérennes montrent des cycles polyvoltins peu marqués. *Stauracris magnifica* et *Bocagella acutipennis*, spécialisés sur les plantes annuelles (*C. gorensis* et *V. guineensis*), ont en revanche un cycle monovoltin. Lorsque la plante-hôte disparaît, il y a chez *B. acutipennis* un glissement vers des hôtes secondaires (cf. ci-dessus).

Impact de l'évolution physiologique de la plante sur l'acridien

L'évolution physiologique de la plante induit des modifications de la teneur en certaines molécules et modifie ainsi les qualités nutritives du feuillage pour les criquets.

Dans la nature, le régime alimentaire des *Schistocerca gregaria* est constitué en bonne partie de Crucifères. En élevage, si l'on nourrit des *Schistocerca gregaria* adultes avec des choux sénescents, la maturation sexuelle est retardée. Une supplémentation en gibbéréline et en monoterpénoides rétablit la situation (ELLIS *et al.*, 1965).

Les hormones végétales (Acide gibbérélique et acide abscissique) de la graminée *Agropyron smithii* influent sur la vitesse de développement, la morphologie et les capacités

reproductrices de l'un de ses consommateurs, le criquet *Aulocara elioti* (VISSCHER, 1987)

L'augmentation de la concentration du régime alimentaire en acide gibbérélique augmente la vitesse de développement de cet insecte. Par contre la survie des jeunes est diminuée autant par la baisse que par l'augmentation de cette concentration en acide gibbérélique. La présence de cette substance est indispensable à la reproduction. L'augmentation de la concentration en acide gibbérélique diminue le nombre de femelles fertiles mais augmente le nombre d'oeufs viables pondus par ces femelles.

La corrélation entre la composition du végétal en certaines substances, et plus particulièrement en hormones, permettrait aux acridiens d'ajuster leur cycle sur celui de la végétation et du climat. Ce phénomène serait particulièrement important dans des régions où la photopériode varie peu.

V — IMPACT DE LA CONSOMMATION DES VÉGÉTAUX PAR LES DIFFÉRENTS HERBIVORES SUR LES ACRIDIENS

Les vertébrés herbivores influent sur les communautés végétales qu'ils fréquentent (WATT, 1957, 1960). On peut penser, par conséquent, qu'ils ont un impact non négligeable sur les peuplements d'invertébrés phytophages (MORRIS, 1967, 1968, 1969). Dès 1963, DEMPSTER émettait d'ailleurs l'hypothèse que les populations acridiennes étaient largement affectées par la pression des populations de vertébrés sur le pâturage.

GRAYSSON et HASSALL (1985) ont vérifié cette hypothèse par l'utilisation d'enclos protégeant les pâturages de leur utilisation par les lapins. En broutant le feuillage, les lapins modifient la croissance et la phénologie des plantes. Les feuilles des plantes broutées ont une teneur en protéines plus faible que celles des plantes maintenues hors du contact avec les lapins. Des criquets, *Chorthippus brunneus*, maintenus dans des enclos ont un développement plus rapide que ceux des populations se nourrissant sur des plantes consommées aussi par les lapins.

Diverses observations suggèrent que la prise de nourriture des invertébrés sur une plante modifie aussi les relations entre cette plante et les futurs consommateurs. Le stress engendré par les morsures de criquets ou d'autres phyllophages augmente l'attractivité du tourmesol pour *Melanoplus differentialis* (LEWIS, 1984).

La disparition de la plante-hôte, consommée par le criquet ou d'autres consommateurs, est un facteur qui explique-rait le comportement trophique de certaines espèces, comme le souligne PARKER (1984) chez *Hesperotettix viridis*, spécialisé sur une Composée, *Gutierrezia microcephala*.

VI — SPÉCIALISATION ALIMENTAIRE ET DÉFENSE CONTRE LES PRÉDATEURS

Les Orthoptères font partie des proies très appréciées par certains prédateurs. Ce sont tout autant des invertébrés, mantes (GILLON et ROY, 1968; CHARA, 1987), Asilidae (SEGUY, 1927; CHARA, 1987), araignées (BLANDIN et CELERIER, 1981), fournis, que des vertébrés, amphibiens (BARBAULT, 1974), lézards (BARBAULT, 1975) et oiseaux (THIOLLA, 1976).

La spécialisation alimentaire inclut toujours une composante liée à des processus de défenses contre ces prédateurs.

Ainsi a-t-on vu précédemment que le comportement de fuite de *St. festivus* était lié à sa spécialisation sur *H. madagascariensis*.

Les criquets sténophages peuvent avoir développé des coloris homochromiques ou même des formes homotypiques. On observe une très nette corrélation entre la forme ou les couleurs des criquets et celles des organes des plantes consommées. Les coloris verts et gris verts des deux consommateurs de *Lippia multiflora* font partie de ces adaptations. *Bocagella acutipennis* présente une forme et des couleurs qui le font ressembler aux capitules floraux de sa plante-hôte, *Vernonia guineensis*. Les juvéniles de *Staurocleis magnifica* ont une couleur bleu vert ornée de petits points oranges, couleur rappelant celle du feuillage de *Crotalaria gorenensis* dans lequel percent les boutons floraux de couleur orange (LE GALL, 1986).

Homochromie et homotypie sont aussi présents chez les acridiens polyphages ou graminivores. Chez ces derniers, les adaptations sont souvent très poussées et correspondent à une spécialisation concernant l'utilisation d'une partie du végétal comme support (tige chez les graminicoles allongés comme *Cannula* ou *Mesopsis*), feuille chez d'autres, touffe de Graminées (*Orthochaeta*). L'adaptation de la couleur peut varier dans le temps. La sécheresse induit le passage à une coloration verte chez *Acrida bicolor* et *Schistocerca galea* (OKAY, 1956 et ROWELL et CANNIS, 1971). Après le passage des feux de brousse, on observe le noircissement de la coloration de divers acridiens (BURTT, 1951; GILLON, 1983).

Les acridiens géophiles, comme les Oedipodinae, certains Calliptaminae, certains Eyprepocnemidinae ont des coloris et des formes cryptiques non liés à un substrat végétal. Ces groupes sont composés d'insectes polyphages, voire même à régime mixte comme les Oedipodinae ou les Eyprepocnemidinae géophiles. Les Eyprepocnemidinae non-graminivores, comme les *Heteracris* du massif forestier ouest-africain, ont des coloris tout-à-fait différents, composés d'alternances de taches vert-sombre et blanches s'harmonisant avec l'alternance des tâches d'ombre et de lumière présentes sur la végétation de lisière que fréquentent ces espèces.

Les coloris et les formes des acridiens suggèrent qu'ils utilisent le camouflage comme moyen de défense vis-à-vis de leurs prédateurs potentiels. On manque d'observations et d'expérimentations concernant l'efficacité des prédateurs sur les formes considérées comme homotypiques ou homochromiques et les formes non camouflées.

A l'opposé on observe des criquets vivement colorés, dont on sait, pour certains, qu'ils stockent des toxines végétales. Divers comportements accompagnent ces coloris considérés comme aposématismes, exhibition des glandes répulsives (FISHELSON, 1960; UVAROV, 1966; ABUSHAMA, 1972), saignement réflexe (GRASSE, 1937).

Chaque type de comportement alimentaire correspond à une stratégie de défense particulière : choix d'espèces produisant des alcaloïdes pour les criquets aposématismes, sténophagie pour les insectes cryptiques, polyphagie pour ceux dont la stratégie défensive ne prend pas en compte l'environnement végétal.

CONCLUSION

Les interactions entre les acridiens et le monde végétal (Fig. 3) présentent des particularités qui font de ce modèle un complément indispensable aux études menées sur les Holométaboles. La souplesse d'adaptation des criquets face à leur environnement végétal est souvent très importante. Une

espèce sténophage dans son milieu d'origine peut se révéler capable de se nourrir sur de nouvelles plantes lors de la modification de son habitat. Ceci explique, en partie, le nombre de signalisations de dégâts sur des plantes introduites et donc absentes de la niche trophique originelle (C.O.P.R., 1981).

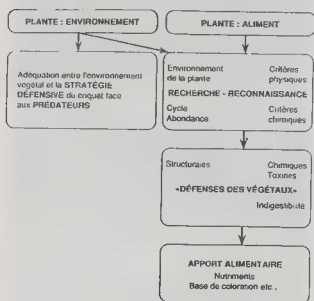


FIG. 3. — Facteurs déterminant la spécialisation alimentaire.

La plante est d'abord la source alimentaire qui fournit les nutriments. Chez les polyphages, cette source est recherchée avec plus ou moins de précision. L'insecte élimine une part plus ou moins importante des espèces végétales qui l'entourent parce qu'elles possèdent des phagorépulseurs ou une structure peu attractive (richesse en silice, en fibre, taille, etc.).

Il y a, ensuite, la ou les plante(s)-hôte(s) proprement dite(s) qui offrent généralement le couvert et le gîte. Les deux fonctions se confondent totalement chez les sténophages, alors que chez les polyphages, le support n'est pas obligatoirement la plante consommée. Pour certaines espèces consommatrices d'herbacées, les arbres ou les arbustes qui offrent un refuge contre d'éventuels prédateurs, sont une composante obligatoire de la niche écologique.

La spécialisation alimentaire n'est pas une stratégie unique qui aurait évolué face à un seul type de problème. Chaque cas est une conjonction d'adaptations particulières à une plante et son environnement.

Le spécialiste n'occupe pas toujours une niche trophique complètement vacante. La même plante peut être utilisée conjointement par des spécialistes et des généralistes.

Les relations existant entre le cycle de l'insecte et celui de sa ressource alimentaire sont encore mal comprises. Les effets de certaines hormones sur le développement et la reproduction des criquets laissent penser que ces substances jouent un rôle dans la synchronisation des cycles. Les sténophages, spécialisés sur des plantes annuelles et capables de suivre au plus près le cycle de leur plante-hôte offrent des possibilités d'études dans ce domaine.

Il faut situer le resserrement de la niche trophique dans un contexte de relations très larges au sein de l'écosystème. La plante consommée réagit au stress de la morsure par une modification biochimique. Ceci crée un système dynamique où l'appétence de la plante va diminuer ou, au contraire, pourquoi pas, augmenter pour le spécialiste.

La compétition interspécifique pose le problème du niveau auquel on doit l'étudier. La compétition entre groupes d'insectes phyllophages et même entre les divers herbivores pourrait bien jouer un rôle plus important que la compétition au sein des acridiens.

La structure du milieu apparaît de plus en plus comme l'un des éléments clés de l'écologie des acridiens. Le recouvrement végétal permet une bonne description de la distribution spatiale des acridiens. De plus, la distinction entre groupes graminivores et non-graminivores introduit la notion de répartition des criquets en fonction de l'importance du couvert graminéen donc de la structure du tapis végétal. L'utilisation ou non des végétaux comme habitat (criquets géophiles, graminivores ou autres), l'utilisation des fourrés ou des arbres comme refuge, induisent une composante non alimentaire dans les relations criquets-plantes, composante décisive dans l'expression de la niche écologique des acridiens.

Remerciements

Je remercie les chercheurs du Laboratoire d'Entomologie de l'Université Paris-Sud pour leurs nombreux conseils et plus particulièrement A. LOUVEAUX pour son apport bibliographique, M. TERMIER et A.M. MAINGUET pour la rédaction du manuscrit. Les lecteurs anonymes ainsi que P. BLANDIN et M. GOYFFON ont été d'une aide précieuse par leurs remarques constructives.

RÉFÉRENCES

- ABUSHUMA F.T., 1968. — Food-plant selection by *Poecilocus hieroglyphicus* (Klug) (Acrididae : Pyrgomorphidae) and some receptors involved. *Proc. R. ent. Soc. Lond. (A)*, **43**, 96-104.
- ABUSHUMA F.T., 1972. — The repugnatorial gland of the grasshopper *Poecilocus hieroglyphicus* (Klug). *J. Ent.*, **47**, 95-100.
- ADAMS C.M. & BERNAYS E.A., 1978. — The effect of combination of deterrents on the feeding behaviour of *Locusta migratoria*. *Ent. exp. & Appl.*, **23**, 101-109.
- AFZAL HUSSAIN M.A., MATHUR C.B. & ROONWALL M.L., 1946. — Studies on *Schistocerca* XIII. Food and feeding habits of the Desert Locust. *Indian J. Ent.*, **8**, 141-163.
- AHMAD S., 1982. — Roles of mixed-function oxydases in insect herbivory. *Proc. of the 5th. Int. Symp. on Insect-Plant relationships*, Wageningen, Netherlands, VISSER J.H. & MINKS A.K. Ed., Wageningen Centre for Agricultural Publishing and Documentation, 41-48.
- ANDERSON N.L., 1964. — Some relationship between grasshoppers and vegetation. *Ann. Ent. Soc. Am.*, **57**, 736-742.
- BA ANGOOD S.A.S., 1977. — Observation on food preferences and feeding habits of three important species of Acrididae in the Sudan. *Z. Ang. Ent.*, **83**, 344-350.
- BAILEY C.G. & RIEGERT P.W., 1971. — Food preferences of the dusky grasshopper *Encyptolophus sordidus costalis* Scudder (Orthoptera Acrididae). *Can. J. Zool.*, **49**, 1271-1274.
- BAJOI A.H. & KNUTSON H., 1977. — Effects when restricting an acridid species to a specific plant species. *Acrida*, **6**, 219-229.

- BALL E.D., 1936. — Food plants of some Arizona grasshoppers. *J. Econ. Entomol.*, 29, 679-684.
- BANFILL J.C. & BRUNSVEN M.A., 1973. — Food habits and ecology of grasshoppers in the Seven Devils Mountains and Salmon River Breaks of Idaho. *Melanderia*, 12, 1-21.
- BARBAULT R., 1974. — Le régime alimentaire des amphibiens de Lamto (Côte d'Ivoire). *Bull. I.F.A.N.*, 36 série A, 952-972.
- BARBAULT R., 1975. — Place des lézards dans la biocénose de Lamto : relations trophiques : production primaire et consommation des populations naturelles. *Bull. I.F.A.N.*, 37 série A, 467p-514.
- BARTON-BROWNE L., MOORHOUSE J.E. & VAN GERWEN A.C.M., 1975. — Sensory adaptation and the regulation of meal size in the Australian Plague locust. *Chortioicetes terminifera*. *J. Insect Physiol.*, 21, 1633-1639.
- BECK S.D., 1965. — Resistance of plants to insects. *Ann. Rev. Entomol.*, 10, 207-232.
- BELL E.A., 1987. — Secondary compounds and insects herbivores. *Insects-Plants, Proc. 6th Symp. on Insect-Plant relationships* (Pau, 1986). LABEYRIE V., FABRES G. & LACHAISE D. éd., JUNK Publ., 19-23.
- BELOVSKY G.E., 1984. — Herbivore optimal foraging : a comparative test of three models. *Am. Nat.*, 124, 97-115.
- BEN HALIMA T., 1983. — Étude expérimentale de la niche trophique de *Doclostaurus maroccanus* (Thunberg, 1815) en phase solitaire au Maroc. Thèse de Docteur Ingénieur, Univ. Paris Sud, Orsay, 178 p.
- BEN HALIMA T., GILLON Y. & LOUVEAUX A., 1984. — Utilisation des ressources trophiques par *Doclostaurus maroccanus* (Thunberg, 1815) (Orthopt. Acrididae). Choix des espèces en fonction de la valeur nutritive. *Acta Oecologica. Oecol. Gener.*, 5, 383-406.
- BEN HALIMA T., GILLON Y. & LOUVEAUX A., 1985. — Spécialisation trophique individuelle dans une population de *Doclostaurus maroccanus* (Orthopt. Acrididae). *Acta Oecologica. Oecol. Gener.*, 6, 17-24.
- BEN HALIMA T., LOUVEAUX A. & GILLON Y., 1983. — Rôle de l'eau de boisson sur la prise de nourriture sèche et le développement ovarien de *Locusta migratoria migratorioides*. *Ent. exp. Appl.*, 33, 329-335.
- BERNAYS E.A., 1977. — The physiological control of drinking behaviour in nymph of *Locusta migratoria*. *Physiol. Ent.*, 2, 261-373.
- BERNAYS E.A., 1978. — Tannins : an alternative viewpoint. *Ent. Exp. Appl.*, 24, 44-53.
- BERNAYS E.A., 1981 a. — Plant tannins and insect herbivores. — An appraisal. *Ecol. Entomol.*, 6, 353-360.
- BERNAYS E.A., 1981 b. — A specialized region of the gastric caeca in the Locust *Schistocerca gregaria*. *Phys. Entomol.*, 6, 1-6.
- BERNAYS E.A., BLANEY W.M., CHAPMAN R.F. & COOK A.G., 1976. — The ability of *Locusta migratoria* to perceive plant surface waxes. *Symp. Biol. Hung.*, 16, 35-40.
- BERNAYS E.A., CHAMBERLAIN D.J. & MCCARTHY P., 1980. — The differential effects of ingested tannic acid on different species of Acrididae. *Ent. Exp. & Appl.*, 28, 158-166.
- BERNAYS E.A. & CHAPMAN R.F., 1970. — Food selection by *Chorthippus parallelus* Zetterstedt (Orthoptera Acrididae) in the field. *J. Anim. Ecol.*, 39, 338-394.
- BERNAYS E.A. & CHAPMAN R.F., 1973. — The role of food plants in the survival and development of *Chorthippus terminifera* (Walker) under drought conditions. *Aust. J. Zool.*, 21, 575-592.
- BERNAYS E.A. & CHAPMAN R.F., 1975. — The importance of chemical inhibition of feeding in host-plant selection by *Chorthippus parallelus* (Zetterstedt). *Acrida*, 4, 83-95.
- BERNAYS E.A. & CHAPMAN R.F., 1977. — Deterrent chemicals as a basis of oligophagy in *Locusta migratoria* (L.). *Ecol. Entomol.*, 2, 1-18.
- BERNAYS E.A. & CHAPMAN R.F., 1978. — Plant chemistry and acridoid feeding behaviour in *Biochemical aspects of plant and animal coevolution*. Ed. J.B. HARBORNE, Academic Press, 99-141.
- BERNAYS E.A., CHAPMAN R.F., HORSEY J. & LEATHER E.M., 1974. — The inhibitory effect of seedling grasses on feeding and survival of acridids (Orthoptera). *Bull. Ent. Res.*, 64, 413-420.
- BERNAYS E.A., CHAPMAN R.F., LEATHER E.M. & MAC CAFFERY A.R., 1977. — The relationship of *Zonocerus variegatus* L. (Acridoidea : Pyrgomorphidae) with cassava (*Manihot esculenta*). *Bull. Ent. Res.*, 67, 391-404.
- BERNAYS R.A., CHAPMAN R.F., MC DONALD J. & SALTER (J.E.R.), 1976. — The degree of oligophagy in *Locusta migratoria* (L.). *Ecol. Entomol.*, 1, 223-230.
- BERNAYS E.A., EDGAR J.A. & ROTHSCILD M., 1979. — Pyrrholizidine alkaloids sequestered and stored by the aposomatic grasshopper *Zonocerus variegatus*. *J. Zool. Lond.*, 182, 85-87.
- BERNAYS E.A. & WOODHEAD S., 1984. — The need for high levels of phenylalanine in the diet of *Schistocerca gregaria* nymphs. *J. Insect Physiol.*, 30, 489-493.
- BERNAYS E.A. & WRUBEL R.P., 1986. — Learning by grasshoppers : association of colour/light intensity with food. *Physiol. Entomol.*, 10, 359-369.
- BLACKITH R.E. & BLACKITH R.M., 1966. — The food of Morabine grasshoppers. *Aust. J. Zool.*, 14, 877-894.
- BLANDIN P. & CELERIER M.L., 1981. — Les araignées des savanes de Lamto (Côte d'Ivoire). Organisation des peuplements, Bilans énergétiques, Place dans l'écosystème. *Publ. Lab. Zool. E.N.S.*, n° 21, 2 fasc., 586 p.
- BLANEY W.M. & CHAPMAN R.F., 1970. — The functions of the maxillary palps of acrididae (Orthoptera). *Entomol. Exp. & Appl.*, 13, 363-376.
- BLANEY W.M. & SIMMONDS M.S.J., 1985. — Food selection by locusts : the role of learning in rejection behaviour. *Ent. Exp. & Appl.*, 39, 273-278.
- BLANEY W.M., WINSTANLEY C. & SIMMONDS M.S.J., 1985. — Food selection by locusts : an analysis of rejection behaviour. *Ent. Exp. & Appl.*, 38, 35-40.
- BLUST M.H. & HOPKINS T.L., 1987. — Gustatory responses of a specialist and a generalist grasshopper to terpenoids of *Artemisia ludoviciana*. *Ent. Exp. & Appl.*, 45, 37-46.
- BOPRE M., SEIBT U. & WICKER W., 1984. — Pharmacophagy in grasshoppers ? *Zonocerus* attracted and ingesting pure pyrrolizidine alkaloids. *Entomol. Exp. & Appl.*, 35, 115-117.
- BOYS H.A., 1978. — Food selection by *Oedaleus senegalensis* (Orthoptera Acrididae) in grassland and millet fields. *Ent. Exp. & Appl.*, 21, 278-286.
- BRUNEL J.F. & DE GREGORIO R., 1978. — Détermination, à partir de l'étude du jabot, du régime alimentaire du criquet pèlerin, *Zonocerus variegatus* (L.), Orthoptera Pyrgomorphidae I. Technique et critères de reconnaissance. *Ann. Univ. Bénin. Togo*, 4, 103-123.
- BRUSVEN M.A. & MULKERN G.B., 1960. — The use of epidermal characteristics for the identification of plants recovered in fragmentary condition from the crops of grasshoppers. *N. Dakota Agr. Exp. Sta. Res. Rept.*, 3, 11 p.
- BURTT E., 1951. — The ability of adult grasshoppers to change colour on burnt ground. *Proc. R. Entomol. Soc. Lond. A*, 26, 45-48.
- BUTTERWORTH J.H. & MORGAN E.D., 1968. — Isolation of a substance that suppresses feeding in the locust. *Chem. Commun.*, 1, 23-24.

- BUTTERWORTH J.H. & MORGAN E.D., 1971. — Investigation of the locust feeding inhibition of the seeds of the neem tree, *Azadirachta indica*. *J. Insect Physiol.*, 17, 669-677.
- CAPINERA J.L., 1985. — Determination of host plant preferences of *Hemileuca oliviae* (Lepidoptera Saturniidae), *Parapomala wyomingensis* (Orthoptera Acrididae) and *Diaperhoma veli* (Orthoptera Phasmidae) by choice test and crop analysis. *g. Kansas Entomol. Soc.*, 58, 465-471.
- CASWELL H. & REED F.C., 1976. — Plant-herbivore interactions. The indigestibility of C4 bundle sheath cells by grasshoppers. *Oecol. (Berl.)*, 26, 151-156.
- CASWELL H., REED F.C., STEPHENSON S.N. & WERNER P.A., 1973. — Photosynthetic pathways and selective herbivory: an hypothesis. *Am. Nat.*, 107, 465-480.
- CHAPMAN R.F., 1957. — Observations on the feeding of the red Locust *Nomadacris septemfasciata* (Serville). *Brit. J. Animal. Behaviour*, 5, 60-75.
- CHAPMAN R.F., 1964. — The structure and wear of the mandibles in some african grasshoppers. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 142, 107-121.
- CHAPMAN R.F., 1977 a. — The chemical inhibition of feeding by phytophagous insects a review. *Bull. ent. Res.*, 64, 339-363.
- CHAPMAN R.F., 1977 b. — The role of the leaf surface in food selection by acridids and other insects. *Colloques Internationaux du C.N.R.S.*, n°263. *Comportement des insectes et milieu trophique*, 132-149.
- CHAPMAN R.F. & BERNAYS E.A., 1977. — The chemical resistance of plants to insect attack. *Scr. varia pont. Acad. Sci.*, 41, 603-643.
- CHARA B., 1987. — Étude comparée de la biologie et de l'écologie des *Calliptamus barbarus* (Costa, 1836) et de *Calliptamus wattenwylanus* (Planet, 1896) (Orthoptera, Acrididae) dans l'ouest algérien. Thèse Docteur-Ingénieur de l'Université d'Aix-Marseille, 190 p.
- CHARA B., BIGOT L. & LOISEL R., 1986. — Contribution à l'étude du régime alimentaire d'*Omocestus ventralis* Zetterstedt, 1821 (Orthoptera-Acrididae) dans les conditions naturelles. *Ecologia Mediterranea*, 12, 25-31.
- CHU I.W. & KNUTSON H., 1970. — The preferences of eight grasshopper species among eleven species of cultivated grasses. *J. Kansas Entomol. Soc.*, 43, 20-31.
- CLARK E.J., 1948. — Studies on the ecology of British grasshoppers. *Trans. R. Ent. Soc. Lond.*, 99, 173-222.
- C.O.P.R., 1981. — *Locusts and grasshoppers agricultural manual*. Centre of Overseas Pest Research. London, 690 p.
- COOK A.G., 1977. — Nutrient chemicals as phagostimulants for *Locusta migratoria* (L.). *Ecol. Entomol.*, 2, 113-121.
- COTTAM D.A., 1985. — Frequency-dependent grazing by slugs and grasshoppers. *J. Ecol.*, 73, 925-933.
- COTTEE P.K., BERNAYS E.A. & MORDUE A.J., 1988. — Comparisons of deterrence and toxicity of selected secondary plant compounds to and oligophagous and a polyphagous acridid. *Entomol. exp. Appl.*, 46, 241-247.
- DADD R.H., 1961. — The nutritional requirements of locusts II. Utilization of sterols. *J. Insect Physiol.*, 5, 161-168.
- DADD R.H., 1963. — Feeding behaviour and nutrition in grasshoppers and locusts. *Adv. Insect. Physiol.*, 1, 47-109.
- DE GREGORIO R. & BRUNEL J.F., 1977. — Quelques observations nouvelles sur le régime alimentaire du criquet puer, *Zonocerus variegatus* (L.) (Orthoptera Pyrgomorphidae). *Bull. I.F.A.N.*, 39, 642-652.
- DEMPTSTER J.P., 1963. — The population dynamics of grasshoppers and locusts. *Biol. Rev.*, 490-529.
- DETHIER V.G., 1980. — Mechanism of host-plant recognition. *Ent. exp. Appl.*, 31, 49-56.
- DOWD P.F., SMITH M. & SPARKS J.C., 1983. — Detoxification of plant toxins by insects. *Insect Biochem.*, 13, 453-458.
- DUKE K.M. & CROSSLEY D.A., 1975. — Population energetics and ecology of the rock grasshopper, *Trimerotropis saxatilis*. *Ecology*, 56, 1106-1117.
- DUVIARD D., 1970. — Place de *Vernonia guineensis* (Composées) dans la bioscène d'une savane préforestière de Côte d'Ivoire. *Ann. Univ. Abidjan, série E (Ecologie)*, 3, 7-174.
- ELLIS E., CARLISLE D.B. & OSBORNE D.J., 1965. — Desert locusts' sexual maturation delayed by feeding on senescent vegetation. *Science*, 149, 546-547.
- EUW J.V., FISHELSON L., PARSON J.A., REISCHTEIN R. & ROTSCCHILD M., 1967. — Cardenolides (heart poisons) in a grasshopper feeding on milkweeds. *Nature*, 214, 35-39.
- EVANS C.S. & BELL A., 1979. — Non-protein amino-acids of *Acacia* species and their effect on the feeding of the acridids *Anacridium melanorhodum* and *Locusta migratoria*. *Phytochem.*, 18, 1807-1810.
- FINCH S., 1980. — Chemical attraction of plant-feeding insects to plants. *Appl. Biol.*, 5, 67-143.
- FISHELSON L., 1960. — The biology and behaviour of *Poecilotherus bufonius* Klug, with special reference to the repellent gland (Orthoptera Acrididae). *Eos*, 36, 21-62.
- FRY B., JOERN A. & PARKER P.L., 1978. — Grasshopper food web analysis: use of carbon ratios to examine feeding relationships among terrestrial herbivores. *Ecology*, 59, 498-506.
- GANGWERE S.K., 1960. — Notes on drinking and the need for water in Orthoptera. *Can. Ent.*, 92, 911-915.
- GANGWERE S.K., 1961. — A monograph of food selection in Orthoptera. *Trans. Am. Entomol. Soc.*, 87, 67-229.
- GANGWERE S.K., 1962. — A study of the faeculae of Orthoptera, their specificity and the role which the insect's mouthparts, alimentary canal and food habits play in their formation. *Eos*, 38, 247-262.
- GANGWERE S.K., 1965. — Food selection in the Oedipodinae grasshopper *Alphila sulphurea* (Fabricius). *The Amer. Midland Nat.*, 74, 67-75.
- GANGWERE S.K., 1973. — Notes on the food habits and behavior in selected Orthopterodea of Tenerife, Canary Islands, Spain. *Misc. Zool.*, 3, 19-31.
- GANGWERE S.K., EVANS F.C. & NELSON M.L., 1976. — The food habits and biology of Acrididae in an old field community in southeastern Michigan. *The Great Lake Entomologist*, 9, 83-103.
- GANGWERE S.K. & MORALES AGACINO E., 1973. — Food selection and feeding behaviour in Iberian Orthopterodea. *Anales del Instituto Nacional de Investigaciones Agrarias, serie Proteccion vegetal*, 3, 251-337.
- GANGWERE S.K. & RONDEROS R.A., 1975. — A synopsis of food selection in Argentine Acridoidea. *Acrida*, 4, 173-194.
- GILBERT L.E., 1977. — The role of insect-plant coevolution in the organisation of ecosystems. *Coll. internationaux du C.N.R.S.*, N°263. *Comportement des insectes et milieu trophique*. LABEYRIE éd., 400-413.
- GILLON Y., 1983. — The invertebrates of the grass layer. *In Tropical savannas*, ed. BOURLIERE F., ELSEVIER Publ., 289-310.
- GILLON Y. & ROY R., 1968. — Les mantes de Lamto et des savanes de Côte d'Ivoire. *Bull. I.F.A.N.*, 30, 1038-1151.
- GRASSE P.P., 1937. — L'hémaphrophorée, rejet reflexe de sang et d'air, par les acridiens phymatécides. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 204, 65-67.
- GRAYSON F.W.L. & HASSALL M., 1985. — Effects of rabbit grazing on population variables of *Chorhippus brunneus* (Orthoptera). *Oikos*, 44, 27-34.

- GUEGUEN A., 1976. — *Recherches sur les Orthoptères des zones d'incultures de basse altitude. Cas particulier de Chrysocraon dispar (Germ.)*. Thèse de 3e cycle, Univ. de Rennes 176 p.
- GUEGUEN A., CHEROUVRIER A. & LEFEUVRE J.C., 1975. — Essai de détermination du régime alimentaire d'animaux herbivores à l'aide des phytolithes siliceux des Graminées et des Cyperacées. Application à l'étude du régime alimentaire des Orthoptères Acridiens. *C.R. Acad. Sci. Paris*, **281**, 929-932.
- HARLEY K.L.S. & THORSTEINSON A.J., 1967. — The influence of plant chemicals on the feeding behaviour, development and the survival of two striped grasshopper, *Melanoplus bivittatus* (Say) (Acrididae, Orthoptera). *Can. J. Zool.*, **45**, 305-319.
- HASKELL P.T., PASKIN M.W.J. & MOORHOUSE J.E., 1962. — Laboratory observations on factors affecting the movements of hoppers of the Desert Locust. *J. Insect. Physiol.*, **8**, 53-78.
- HASKELL P.T. & SCHOONHOVEN L.M., 1969. — The function of certain mouthpart receptors in relation to feeding in *Schistocerca gregaria* and *Locusta migratoria migratorioides*. *Ent. Exp. Appl.*, **12**, 423-440.
- HEIDORN T. & JOERN A., 1984. — Differential herbivory on C3 versus C4 grasses by the grasshopper *Ageneotettix deorum* (Orthoptera: Acrididae). *Oecologia (Berl.)*, **65**, 19-25.
- HEWITT G.B., 1969. — Twenty-six varieties of forage crops evaluated for resistance to feeding by *Melanoplus sanguinipes*. *Ann. Ent. Soc. Am.*, **62**, 737-741.
- HILLIARD J.R., 1982. — Endophytic oviposition by *Leptysma marginicollis* and *Stenocranus vitreipennis* (Orthoptera: Acrididae: Leptysminae) with life history notes. *Trans. Amer. Ent. Soc.*, **108**, 153-180.
- HUGUENY B., 1984. — *Étude comparative des caractéristiques du développement et de la démographie entre populations géographiquement isolées de Calliptamus barbarus*. D.E.A. Université Paris VI, 84 p.
- HUMMELEN P. & GILLON Y., 1968. — Étude de la nourriture des acridiens de la savane de LAMTO en Côte d'Ivoire. *Ann. Univ. Abidjan, série E (Ecologie)*, **1**, 199-206.
- ISELY F.B., 1938. — The relations of Texas Acrididae to plants and soils. *Ecol. Monographs*, **8**, 551-604.
- ISELY F.B., 1944. — Correlation between mandibular morphology and food specificity in grasshoppers. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, **37**, 47-67.
- ISELY F.B., 1946. — Differential feeding in relation to local distribution of grasshoppers. *Ecology*, **27**, 128-138.
- JERMY R., 1984. — Evolution of insect/host plant relationships. *Amer. Nat.*, **124**, 609-630.
- JOERN A., 1979. — Feeding patterns in grasshoppers (Orthoptera Acrididae) - factors influencing diet specialization. *Oecologia*, **38**, 325-347.
- JOERN A., 1983. — Host plant utilization by grasshoppers (Orthoptera Acrididae) from a sandhill prairie. *J. Range Manage.*, **36**, 793-797.
- JOERN A., 1985. — Grasshopper dietary (Orthoptera: Acrididae) from a Nebraska sand hills prairie. *Trans. Nebraska Acad. Sc.*, **12**, 21-32.
- KAREIVA P., 1982. — Experimental and mathematical analyses of herbivore movement: quantifying the influence of plant spacing and quality on foraging discrimination. *Ecol. Monographs*, **52**, 261-282.
- KAUFMAN T., 1965 a. — Biological studies of some bavarian Acridoidea (Orthoptera) with special reference to their feeding habits. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, **58**, 791-801.
- KAUFMAN T., 1965 b. — Observations on aggregation migration and feeding habits of *Zonocerus variegatus* (Orthoptera) in Ghana. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, **58**, 426-436.
- KOGAN M., 1977. — The role of chemical factors in insect/plant relationships. *Proc. XV Int. Cong. Entomol.*, **211-217**.
- KOMAN J., 1983. — Notes sur le régime alimentaire de *Zonocerus variegatus* (L.) (Orthoptera, Pyrgomorphidae) en République de Guinée. *Bull. I.F.A.N. sér. A.*, **45**, 118-125.
- LAMBLEY J.D., CAMPBELL J.C. & KNUTSON H., 1972. — Food preferences of grasshoppers in six planted pastures in eastern Kansas. *J. Kansas Entomol. Soc.*, **45**, 59-92.
- LANDA K. & RABINOWITZ D., 1983. — Relative preference of *Arphia sulphurea* (Orthoptera, Acrididae) for sparse and common prairie grasses. *Ecology*, **64**, 392-395.
- LAUNOIS-LUONG (M.H.), 1975. — *L'alimentation du criquet migrateur Locusta migratoria capito* (Sauss.) en phase solitaire à Madagascar. Régimes et Effets. Thèse de Doctorat, Paris, 202 p.
- LAUNOIS-LUONG M.H., 1976 a. — Méthode d'étude dans la nature du régime alimentaire du criquet migrateur *Locusta migratoria capito* (Saussure). *Ann. Zool. Ecol. Anim.*, **8**, 25-32.
- LAUNOIS-LUONG M.H., 1976 b. — Étude comparée des préférences alimentaires de 26 acridiens du Sahel vis-à-vis des feuilles d'arachide, de haricot, de mil et de sorgho. Maradi Niger GERDAT/PRIFAS, 22 p.
- LEE J.C., BERNAYS E.A. & WRUBEL R.P., 1987. — Does learning play a role in host location and selection by grasshoppers? *Insect-Plant. Proc. 6th Int. Symp. on Insect-Plant relationships* (Pau, 1986). LABEYRIE V., FABRES G. & LACHAISE D. eds. JUNK Publ., 125-127.
- LEE S.S. & WONG I.M., 1979. — The relationship between food plants, haemolymph protein and ovarian development in *Oxya japonica* Willenise (Orthoptera: Acrididae). *Acrida*, **8**, 1-8.
- LE BERRE J.R. & MAINGUET A.M., 1973. — Nutrition du criquet migrateur (Orthoptera Acrididae). I. Comportement alimentaire, survie et variation pondérale en fonction de quelques substances. *Rev. Comp. Anim.*, **7**, 203-218.
- LE GALL P., 1986. — *Spécificité trophique des Orthoptères Acridomorpha d'une savane préforestière tropicale (Lamio, Rép. de Côte d'Ivoire)*. Contribution à l'étude de la niche écologique. Thèse, Université Paris-Sud Orsay, 300 p.
- LE GALL P. & GILLON Y., 1989. — Partage des ressources et spécialisation trophique chez les acridiens (Insecta: Orthoptera, Acridomorpha) non graminivores dans une savane préforestière (Lamto, Côte d'Ivoire). *Acta Oecol. Oecol. Gener.*, **10**, 51-74.
- LEVIE D., JAIM M.K. & SHPAN-GABRIELITH S.R., 1967. — A locust phagorepellent from two Melia species. *Chem. Commun.*, **18**, 910-911.
- LEWIS A.C., 1984. — Plant quality and grasshopper feeding: effects of sunflower condition on preference and performance in *Melanoplus differentialis*. *Ecology*, **65**, 836-843.
- LEWIS A.C. & BERNAYS E.A., 1985. — Feeding behavior: selection of both wet and dry food for increased growth in *Schistocerca gregaria* nymphs. *Entomol. Exp. & Appl.*, **37**, 105-112.
- LOUVEAUX A., 1978. — *Organisation et régulation de la prise de nourriture chez Locusta migratoria (R. et F.)* (Orthoptère Acrididae). Thèse de Doctorat, Université Paris-Sud Orsay, 167 p.
- LOUVEAUX A., MAINGUET A.M., GILLON Y., 1980. — Feeding locusts on freeze-dried plants: a new method for herbivorous insects. *Ent. exp. appl.*, **27**, 255-259.
- LOVERIDGE J.P., 1975. — Studies on the water relations of adult locusts III. The water balance of non-flying locusts. *Zoologica afr.*, **10**, 1-28.
- LUQUET G.C., 1984. — Observations phénologiques, éthologiques et systématiques sur les acridiens du Mont Ventoux (Vaucluse), Orthoptera, Caehlifera. *Ent. Gall.*, **1**, 117-136.
- MC FARLANE J.H. & THORSTEINSON A.J., 1980. — Development and survival of two-striped grasshopper, *Melanoplus bivittatus* (SAY) (Orthoptera Acrididae) on various, single and multiple plant diets. *Acrida*, **9**, 63-76.
- MCKINLEY K.S., 1981. — The importance of dry plant material in the diet of the grasshopper *Melanoplus sanguinipes* (Orthoptera: Acrididae). *Can. Ent.*, **113**, 5-8.

- MC NAUGHTON S.J. & TARRANTS J.L., 1983. — Grass leaf silification : natural selection for and inducible defense against herbivores. *Proc. Nat. Acad. Sc. (U.S.A.)*, **80**, 790-791.
- MC NAUGHTON S.J., TARRANTS J.L., MC NAUGHTON M.M. & DAVIS R.H., 1985. — Silica as a defense against herbivory and a growth promoter in African grasses. *Ecology*, **66**, 528-535.
- MC NEIL S. & SOUTHWOOD T.R.E., 1978. — The role of nitrogen in development of Insect/Plant relationships in *Biochemical aspects of plant and animal coevolution*. Ed. J.B. HARBORNE, London Academic Press., 77-98.
- MATTISON (W.J., Jr.), 1980. — Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **11**, 119-161.
- MESTRE J., 1984. — Régime alimentaire et consommation des adultes de *Machaeridia bilineata* (Lamto, Côte d'Ivoire). *Acta Oecologica, Oecol. Gen.*, **5**, 63-70.
- MODDER W.W.D., 1984. — The attraction of *Zonocerus variegatus* (L.) (Orthoptera: Pyrgomorphidae) to the weed *Chromolaena odorata* and associated feeding behaviour. *Bull. Ent. Res.*, **74** (2), 239-247.
- MORDUE A.J., 1979. — The role of the maxillary and labial palps in the feeding behaviour of *Schistocerca gregaria*. *Entomol. Exp. & Appl.*, **25**, 279-288.
- MORDUE A.J., COTTEE, P.K. & MORDUE W., 1985. — Azadirachtin : its effect on gut motility, growth and moulting in *Locusta Physiol. Ent.*, **10**, 431-437.
- MORRIS M.C., 1967. — Differences between the invertebrate faunas of grazed and ungrazed chalk grassland. I. Responses of some phytophagous insects to cessation of grazing. *J. Appl. Ecol.*, **4**, 549-474.
- MORRIS M.C., 1968. — Differences between the invertebrate faunas of grazed and ungrazed chalk grassland. II. The faunas of samole turfs. *J. Appl. Ecol.*, **5**, 601-611.
- MORRIS M.C., 1969. — Difference between invertebrate faunas of grazed and ungrazed chalk grassland. III. The heteropterous faunas. *J. Appl. Ecol.*, **6**, 475-487.
- MULKERN G.B. & ANDERSON J.F., 1959. — A technique for studying the food habits and preferences of grasshoppers. *J. Econ. Entomol.*, **52**, 342.
- MULKERN G.B. & MONOGOLKITI S., 1975. — Desert Locust feeding deterrent ineffective against north american grasshoppers (Orthoptera : Acrididae). *Acrida*, **4**(2), 9-104.
- MULKERN G.B., PRUESS K.P., KNUTSON H., HAGEN A.F., CAMPBELL J.C. & LAMBLEY J.D., 1969. — Food habits and preferences of grassland grasshoppers of the North Central Great Plains. *North Central Regional Pub. N°916, Agr. Exp. Sta. N. Dakota State Univ., Fargo, Bul.* n°481, 31 p.
- MULKERN G.B., TOCZEC D.R. & BRUNSVEN M.A., 1964. — Biology and ecology of North Dakota, Grasshoppers. II — Food habits and preferences of grasshoppers associated with sandhill prairie. *N. Dakota Exp. Sta. Res. Rept.*, **11**, 59 p.
- MURALIRANGAN M.C. & MURALIRANGAN M., 1985. — Physico-chemical factors in the acridid feeding behaviour (Orthoptera : Acrididae). *Proc. Ind. Acad. Sc. (Anim. Sci.)*, **94**, 283-294.
- MWANGI R.W., 1982. — Locust antifeedant activity in fruits of *Melia volkensii*. *Ent. exp. appl.*, **32**, 277-280.
- *NAVON A. & BERNAYS E.A., 1978. — Inhibition of feeding in Acridids by non-protein amino-acids. *Comp. Biochem. Physiol.*, **59 A**, 161-164.
- NAYAR J.K., 1964 a. — The nutritional requirements of grasshopper. I. Rearing of the grasshopper *Melanoplus bivittatus* (SAV) on a completely defined synthetic diet and some effects of different concentrations of B-vitamin mixture, linoleic acid, and B-carotene. *Can. J. Zool.*, **42**, 11-22.
- NAYAR J.K., 1964 b. — The nutritional requirements of grasshoppers. II. Effects of plant phospholipids and extract of bran on growth, development and survival of grasshoppers, *Melanoplus bivittatus* (Say) and *Canada pellucida* (Scudder). *Can. J. Zool.*, **42**, 23-38.
- OKAY S., 1956. — The effect of temperature and humidity on the formation of green pigment in *Acrida bicolor* (Thunb.). *Arch. Int. Phys. Bioch.*, **64**, 80-91.
- OTTE D., 1975. — Plant preference and plant succession. A consideration of evolution of plant preference in *Schistocerca*. *Oecologia (Berl.)*, **18**, 129-144.
- OTTE D. & JOERN A., 1977. — On feeding pattern in desert grasshoppers and the evolution of specialized diets. *Proc. Acad. Nat. Science of Philadelphia*, **128**(6), 89-126.
- PARKER M.A., 1984. — Local food depletion and the foraging behavior of a specialist grasshopper, *Hesperotettix viridis*. *Ecology*, **65**, 824-835.
- PATTERSON B.D., 1983. — Grasshoppers mandibles and the niche variation hypothesis. *Evolution*, **37**, 375-388.
- PATTERSON B.D., 1984. — Correlation between mandibular morphology and specific diet of some desert grassland Acrididae (Orthoptera). *Am. Midland Nat.*, **111**, 296-303.
- PFADT R.E., 1949. — Food plants as factors in the ecology of the Lesser Migratory Grasshopper *Melanoplus mexicanus* (Saunders). *Wyo. Agr. Exp. Sta. Bul.*, **290**.
- PFADT R.E., LOKWOOD J.A. & FODES T.M., 1988. — Diets of three grasshoppers (Orthoptera : Acrididae) inhabiting desert grassland. *Can. Ent.*, **120**, 415-424.
- PROKOPY R.J. & OWEN D., 1983. — Visual detection of plants by herbivorous insects. *Ann. Rev. Entomol.*, **28**, 337-364.
- PRUESS K.P., 1969. — Food preference as a factor in distribution and abundance of *Phaenolotus nebrascensis*. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, **62**(2), 323-327.
- PYKE G., PULLIAM H. & CHARNOV E., 1977. — Optimal foraging : a selective review of theory and tests. *Quarterly Rev. Biol.*, **52**, 137-154.
- RAO P.J. & MEHROTRA K.N., 1977. — Phagostimulants and antifeedants from *Calotropis gigantea* for *Schistocerca gregaria*. *Indian J. Exp. Biol.*, **15**, 148-150.
- RAFAELI-BERNSTEIN A. & MORDUE W., 1978. — The transport of the cardiac glycoside ouabain by Malpighian tubules of *Zonocerus variegatus*. *Physiol. Ent.*, **3**, 59-63.
- RHOADES D.F., 1985. — Offensive-defensive interactions between herbivores and plants : their relevance in herbivore population dynamics and ecological theory. *Am. Nat.*, **125**, 205-238.
- SIMPSON S.J. & ABISGOLD J.D., 1985. — Compensation by locusts for changes in dietary nutrients : behavioural mechanisms. *Physiol. Ent.*, **10**, 443-452.
- SINOIR (Y.), 1968. — Études de quelques facteurs conditionnant la prise de nourriture chez les larves du criquet migrateur, *Locusta migratoria migratorioides* (Orthoptera, Acrididae). I — Facteurs externes. *Ent. exp. Appl.*, **11**, 195-210.
- SINOIR Y., 1969. — Le rôle des palpes et du labre dans le comportement de prise de nourriture chez les larves du criquet migrateur. *Ann. Nutr. Alim.*, **23**, 167-194.
- SMITH D.S. & NORTHCOTT F.E., 1951. — The effects on the grasshopper, *Melanoplus mexicanus mexicanus* (Orthoptera : Acrididae), of varying the nitrogen content in its foodplant. *Can. J. Zool.*, **29**, 297-304.
- STAEDLER E., 1982. — Sensory physiology of Insects-Plants relationships. Round table discussion. *Proc. 5th Int. Symp. Insect-Plant relationships*. Wageningen, Visser & Minks éd., 81-90.
- SWAIN T., 1979. — Tannins and lignins. In : *Herbivores : their interaction with secondary plant metabolites utilization*. Eds G.A. ROSENTHAL and D.H. JANZEN, Academic Press, New York.

- SZENTESI A. & BERNAYS E A., 1984. — A study of behavioural habituation to a feeding deterrent in nymphs of *Schistocerca gregaria*. *Physiol. Entomol.*, **9**, 329-340.
- TERMIER M., 1988. — Essai de représentation graphique de la distribution de doryphores, *Leptogastera decemlineata*, après plusieurs générations. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **113**, 75-82.
- THIOLLAY J M., 1976. — Besoins alimentaires quantitatifs de quelques oiseaux tropicaux. *La Terre et la Vie*, **32**, 89-135.
- TOYE S.A., 1974. — Feeding and locomotory activities of *Zonocerus variegatus* (L.) (Orthoptera, Acrididae). *Rev. Zool. Afr.*, **88**, 205-211.
- UECKERT D.N. & HANSEN R M., 1971. — Dietary overlap of grasshoppers on sandhill rangeland in northeastern Colorado. *Oecologia*, **8**, 276-295.
- UVAROV B P., 1966. — *Grasshoppers and Locusts Vol. I*. Anti Locust Research Centre Cambridge University Press, 481 p.
- VESTAL A.G., 1913. — Local distribution of grasshoppers in relation to plant associations. *Biol. Bull.*, **25**(3), 141-181.
- VILA E ARGUELO N.F., 1977. — Estudio de las mandíbulas y análisis de las heces en 15 especies de *Kecurus* colectadas en alfalfa de Córdoba. *Rev. Soc. Entomol. Argentina*, **36**, 113-123.
- VILLALOBOS L. C. DE, 1980. — Hábitos alimentarios y morfológica mandibular de 19 especies de Melanoplinae (Orthoptera Acrididae). *Rev. Soc. Entomol. Argentina*, **39**, 325-333.
- VISSCHER S.N., 1987. — Plant growth hormone. — Their physiological effects on a rangeland grasshopper (*Aulocara elion*). *Insects-Plants. Proc. 6th Symp. on Insect-Plant relationship (Pau, 1986)*. LABEYRIE, V., FABRES G. & LACHAISE D., JUNK Publ., 37-41.
- WALBAUER G P., 1968. — The utilization and consumption of food by insects. *Adv. Insect. Physiol.*, **5**, 229-288.
- WATT A.S., 1957. — The effect of excluding rabbits from grasslands B (mesobretum) in Breckland. *J. Ecol.*, **45**, 861-878.
- WATT A.S., 1960. — The effect of excluding rabbits from Acidiphilous grassland in Breckland. *J. Ecol.*, **48**, 601-604.
- WILLIAMS L.H., 1954. — The feeding habits and food preferences of Acrididae and the factors which determine them. *Trans. R. Ent. Soc. Lond.*, **105**, 432-454.
- WOODHEAD S., 1983. — Surface chemistry of *Sorghum bicolor* and its importance in feeding by *Locusta migratoria*. *Physiol. entomol.*, **8**, 345-352.
- ZOUHOURIAN-SAGHIRI L., KOBILINSKY A., GILLON Y. & GAGNEPAIN C., 1983. — Lois d'usure mandibulaire chez *Locusta migratoria* (Orthopt. Acrididae). Son utilisation pour la datation des ailes. *Annls. Soc. ent. Fr. (NS)*, **19**(3), 335-352.

RÉSUMÉS DE THÈSES

Dominique ALLAINÉ. — **Le rôle de la structure de colonie dans la Biologie des populations d'oiseaux. Exemples de la Mouette rieuse (*Larus ridibundus*) en Forez.** Thèse d'Université, Lyon I (19-12-1988). — JURY : Mrs BARBAULT, BLONDEL, COULSON, DANCHIN, LEBRETON, LE-GAY (président).

L'objectif de ce travail était d'analyser le rôle de la structure de colonie dans le fonctionnement de la population de mouette rieuse, *Larus ridibundus*, en Forez. La mouette joue manifestement le rôle de modèle (au niveau populationnel) pour étudier les rapports socialité-dynamique de populations.

Le cadre environnemental est d'abord rappelé, la typologie des étangs, qui n'est pas sans rapport a priori avec la taille des colonies, est minutieusement étudiée. La chronologie de la reproduction est détaillée, avec les modalités d'arrivée sur le site de la colonie, la chronologie de l'installation sur la végétation, l'occupation nocturne des sites de nidification, la comparaison intercolonies et l'apparition de la mue post-nuptiale.

La dynamique des populations est ensuite abordée. Les données d'ensemble concernant l'évolution de l'effectif de la population forézienne de mouettes rieuses précèdent une étude comparative des paramètres de fécondité prenant en compte la taille des pontes, celle des familles, celle des colonies. Le rôle de l'âge est l'occasion d'approcher divers autres paramètres : retour à la colonie, ténacité au site, échanges entre colonies ; de même qu'une étude biométrique de la mouette est celle d'aborder les problèmes de détermination de l'âge et du sexe.

Les grandes colonies sont productives, stables en effectif dans le temps et se situent sur des étangs caractérisés par une grande surface et par la présence de végétation en touffe. Leur calendrier de reproduction apparaît plus avancé dans la saison par rapport aux petites colonies, et ce décalage est perceptible dès la phase d'installation sur le site. L'analyse des paramètres de fécondité révèle que le succès de reproduction est élevé dans les colonies importantes ce qui assure leur maintien. Les petites colonies présentent un renouvellement fréquent causé par leur fort taux d'échec de reproduction. L'étude des proportions de reproducteurs par classe d'âge et des échanges entre colonies amène à suggérer l'existence d'une variation de la structure d'âge en fonction de l'effectif de la colonie dans le sens d'un rajeunissement dans les petites colonies.

L'approche spécifique des phénomènes sociaux comporte d'une part l'examen du contexte social avec le phénomène socio-démographique très particulier de la synchronisation de la ponte, et la recherche d'indices d'activité des colonies, d'autre part l'étude de certains comportements sociaux particuliers dont l'alarme collective et le vol de poursuite.

Cette fois les résultats ne sont pas homogènes. Si le contexte social est plus favorable dans les grandes colonies, surtout pendant l'incubation, la synchronisation de la ponte apparaît similaire dans toutes les colonies.

La discussion porte sur l'interprétation des grandes et des petites colonies, souligne l'originalité fonctionnelle des diverses colonies, propose une théorisation de la régulation de l'effectif d'une colonie, et examine les relations entre colonnalité et stratégie démographique chez les oiseaux.

Alain ROQUES. — **La spécificité des relations entre cônes de conifères et insectes inféodés en Europe occidentale. Un exemple d'étude des interactions plantes-insectes.** Thèse de Doctorat d'État ès sciences soutenue le 21 octobre 1988. Université de Pau et des pays de l'Adour. 242 pages, 65 fig. — JURY : V. LABEYRIE, C. GERI, H. ZWOLFER, D. COMBES, M. JARRY.

La formation des cônes correspond, chez la plupart des Gymnospermes, à une étape évolutive obligatoire de la maturation des inflorescences femelles, préalable à la dissémination des graines. La place spécifique de ces entités en amont du processus des régénération confère aux complexes entomologiques inféodés un rôle potentiellement déterminant sur les capacités de l'arbre à assurer sa descendance par voie sexuée. Longtemps négligée en raison des différences évidentes de pérennité et de cycle des végétaux forestiers vis-à-vis de la strate herbacée, l'appréciation de l'impact réel de ces insectes se révèle aujourd'hui une nécessité pour la maîtrise des processus de régénération tant naturelle qu'artificielle.

La maniabilité et les caractéristiques spatio-temporelles de l'habitat constitué par les cônes en font, en même temps, un objet de choix pour l'étude des relations plantes-insectes. Sous-unités temporaires de la biocénose forestière, les cônes forment un habitat discret en constante et rapide transformation, avec une capacité d'accueil restreinte pour d'éventuels colonisateurs. Leur production s'avère également discontinue dans le temps, n'étant généralement ni annuelle, ni cyclique. La niche offerte est donc limitée dans toutes les dimensions et ce, vaissablement, depuis une époque très reculée, sinon depuis l'apparition des Conifères. La connaissance du degré de spécialisation, et des mécanismes qui le sous-tendent, chez les insectes colonisant ce milieu de manière régulière, comme celle des modalités adaptatives indispensables à l'ajustement de leur population à la discontinuité spatio-temporelle des hôtes, revêtent ainsi un intérêt d'ordre plus général, particulièrement pour les relations évolutives arbre-insecte.

Le plan de cette thèse, fondée sur 29 articles publiés sur le sujet, est organisé en trois parties : la structure des groupements d'insectes en Europe occidentale, les modalités d'adaptation à la discontinuité spatio-temporelle de la production de cônes observées parmi les populations d'espèces phytophages caractéristiques et les mécanismes de reconnaissance des cônes par ces mêmes phytophages.

1 — LA STRUCTURE DES GROUPEMENTS D'INSECTES

Le substrat-cône est exploité par trois groupes écologiques différents : phytophages, détritivores-fungivores et hivernants, avec leurs cortèges respectifs de parasites et de prédateurs. La structure de base, permanente, des complexes entomologiques observés au sein des essences indigènes de Conifères d'Europe Occidentale est assurée par les seules espèces phytophages, dont les dégâts préalables conditionnent la présence des autres insectes.

59 espèces phytophages ont été identifiées dans cette région. Un premier caractère dominant réside dans la spécialisation étroite de la majorité d'entre elles (71 %) vis-à-vis des cônes (Insectes Sténococonobiontes). 40 % de ces espèces poussent cette dépendance à l'extrême en passant obligatoirement la totalité de leur cycle, stade imaginal excepté, à l'intérieur du même cône, sinon de la même graine. A l'inverse, moins d'un tiers (29 %) de consommateurs phytophages réguliers présentent l'aptitude à se développer alternativement aux dépens d'autres structures de l'arbre (Insectes Hétéroconobiontes).

Cependant, aucun phytophage n'est actuellement infodé de manière stricte aux cônes d'une essence unique. L'apparente spécificité observée en Europe Occidentale résulte de la distribution actuelle des Conifères, qui ne subsiste souvent qu'une essence par genre en un lieu donné (*Larix*, *Picea*, *Abies*). L'exemple des espèces du genre *Megastigmus* (Hyménoptères), chez qui la diversification a été la plus poussée, est révélateur. L'insecte se développant en parasitoïde des graines subit intégralement la pression de sélection du végétal. L'évolution s'est faite en miroir de celle de l'hôte, mais avec un retard certain. L'inféodation reste à un niveau supra-spécifique, chaque espèce de *Megastigmus* conservant des potentialités de colonisation ambivalentes, exprimées en arboretums d'introduction, pour plusieurs essences d'un même genre végétal.

La précision de l'attaque de chaque phytophage sur un stade donné de développement des cônes constitue le second caractère dominant. La courte phase de croissance du cône et celle correspondant au début de la formation des graines, durant lesquelles les transformations physico-chimiques sont les plus profondes et les plus rapides, sont déterminantes pour le recrutement du noyau sténococonobionte assurant la spécificité de la faune de chaque essence. Les phases antérieures et postérieures, qui individualisent moins le cône, sont dominées par les Hétéroconobiontes.

Le nombre total d'espèces d'insectes observé par essence ne semble pas dépendre de la taille du cône, mais paraît lié à l'importance de l'aire de distribution du végétal. Les différences de colonisation entre peuplements de la même essence semblent corrélées à l'ancienneté de ces peuplements, le taux d'insectes hautement spécialisés décroissant à mesure que l'on s'éloigne du centre évolutif secondaire présumé de l'essence. La configuration faunistique quasi-définitive est atteinte en moins de 2.000 ans lorsque l'aire est continue. L'étude d'essences à aire morcelée, comme celle de la colonisation d'essences introduites d'autres continents, montre que le recrutement se fait à partir d'insectes pré-adaptés, sa rapi-

dité dépendant de l'existence préalable d'essences autochtones taxinomiquement voisines.

L'hypothèse d'une faune ancestrale commune occupant la nouvelle niche écologique que constituaient les premiers cônes de Conifères et de laquelle dériveraient les faunes actuelles est discutée. Une colonisation de base commune au moins aux différentes essences d'Abiétacées est vraisemblable au cours de l'ère Tertiaire. De cette faune aurait évolué deux types distincts de peuplements entomologiques par adaptation à la durée différente du cycle reproducteur chez les végétaux (*Pinus* d'un côté : *Abies*, *Picea*, *Larix* de l'autre). La très grande homologie des successions phytophages parmi les essences de ce dernier groupe indique ensuite une diversification parallèle des faunes par radiation adaptative de la plupart des espèces composantes en regard de la spécialisation croissante des cônes-hôtes. Ce dernier processus paraît encore largement achevé.

Inversement, les complexes parasitaires liés aux phytophages ne sont pas spécifiques (au moins 66 % des espèces recensées sont polyphages). La diversification spécifique des parasites en adaptation à leur hôte est encore plus retardée que celle de ces derniers vis-à-vis des essences végétales. Le complexe entomologique constitué autour des cônes d'une essence ne présente ainsi pas de régulation intrinsèque, bien que sa formation et sa composition qualitative soient directement liées au développement propre des cônes. L'existence d'Hétéroconobiontes, comme la polyphagie généralisée de sa composante parasitaire, implique une dépendance de sa composition quantitative à l'égard du reste de l'écosystème forestier. Nous proposons donc de le qualifier de Méroconobionte.

2 — MODALITÉS D'ADAPTATION DES POPULATIONS DE QUELQUES ESPÈCES PHYTOPHAGES A LA DISCONTINUITÉ SPATIO-TEMPORELLE DE LA PRODUCTION DE CONES

Les réponses actuelles des populations d'insectes à la répartition discrète et hétérogène des cônes dans l'espace et le temps peuvent difficilement être considérées comme le seul produit de la pression de sélection engendrée par l'évolution des Conifères, étant donné l'action séculaire de l'homme sur le milieu forestier principalement sur les processus de régénération. Des mécanismes adaptatifs communs à certains groupes d'insectes ont cependant pu être dégagés. Ceux-ci dépendent tout à la fois de l'importance de l'inféodation aux cônes et de l'ampleur de la concurrence pour l'utilisation de ce milieu.

La distribution spatiale des populations de Sténococonobiontes tend, dans tous les cas étudiés, à être précisément ajustée sur celle des seuls hôtes possibles que sont les cônes de l'essence considérée. Divers mécanismes, que l'on peut qualifier d'"évènement compétitif", assurent dans le même temps une limitation de la compétition inter-comme intraspécifique. On peut en particulier signaler une dispersion de pontes variable en fonction de la production des cônes des arbres, le décalage dans le temps de ces mêmes pontes comme la sortie différenciée de certaines larves vers la litière, la spécialisation de chaque espèce sur une structure particulière du cône. Tous ces processus aboutissent à un partage optimal de l'espace-cône dans des conditions de fructification moyenne à forte.

Des mécanismes biologiques supplémentaires sont observés dans les insectes dont la dépendance envers le cône est poussée à son maximum (*Megastigmus* spp.) : parthénogénèse permettant d'éviter la rencontre des sexes, capacités migratoires et de découverte à distance accrues. L'efficacité

de l'ensemble de ce dispositif est révélée par la rapidité d'extension en France de l'insecte introduit qui est *M. spermotrophus*, et dont témoigne la recolonisation systématique de vergers à graines où toute population est annuellement éradiquée par récolte de la totalité des cônes.

Néanmoins, ces divers mécanismes sont largement inopérants pour assurer la survie des espèces les plus tardives en cas de faible production, comme pour permettre leur pérennité en cas d'absence généralisée de cônes sur une région entière. Le suivi des fluctuations annuelles des populations des mêmes insectes sur plus d'une dizaine d'années en donne une explication. Nous avons montré que l'acyclisme («masting») de la production de cônes, ou de graines suivant les cas, constitue le principal facteur régulateur des populations se développant strictement dans ces milieux. Les populations augmentent graduellement en réponse à un accroissement ou à un maintien de l'abondance des hôtes, mais se heurtent à l'alternance, généralement acyclique, d'année à forte production avec des années à production limitée à nulle.

La majorité des Sténoconobiontes (54 % au minimum) présentent un mécanisme compensateur : la capacité à entrer en diapause prolongée (jusqu'à 5 ans, chez certains) à l'état de larve ou de nymphe. Le taux d'entrée est inversement lié à l'ampleur relative et au sens de la fluctuation de la production de cônes pour l'année à venir. Elle permet ainsi d'ajuster à court terme les effectifs d'insectes à ceux de leurs hôtes par mise en réserve d'une partie de la population en cas de chute de production, et représente à l'évidence le résultat de la pression de sélection induite par l'apparition du «masting» chez l'hôte. La comparaison de la proportion respective d'espèces à diapause suivant la durée du cycle reproductif des essences de conifères suggère que ce mécanisme pourrait s'être mis en place avec l'apparition des essences à développement annuel (76 % contre 26 % pour les pluriannuelles). Cependant, le déterminisme de son induction reste mal élucidé et ne procède pas forcément d'un modèle unique. La sélection des génotypes les mieux adaptés à répondre à des signaux précurseurs d'une chute de production pour l'année à venir, est discutée comme la nature des signaux éventuellement impliqués : substances chimiques fournies par l'arbre et/ou action concomitante de facteurs climatiques sur le développement larvaire et sur l'initiation de la future production. Certains résultats, à confirmer, laissent également entrevoir qu'une part de ce processus pourrait fonctionner de manière indépendante, en relation avec le passé parental vis-à-vis de la diapause prolongée.

L'efficacité de ce phénomène semble néanmoins limitée à long terme en raison d'une forte mortalité, par prédation, des individus diapausants et d'une synchronisation grossière de son achèvement, dont le déterminisme reste largement inconnu, avec l'évolution de la fructification du végétal. La diapause prolongée tend ainsi à garantir la pérennité d'un stock minimum d'insectes, sur la base duquel la population peut ultérieurement redémarrer lorsque les conditions redevennent favorables, plutôt qu'à maintenir l'effectif de départ.

D'autres modalités adaptatives, comme l'allongement de la durée de vie imaginaire, sont observées chez certains sténoconobiontes sous diapause prolongée. Elle semble correspondre à des adaptations primitives au cycle des essences à développement reproductif pluriannuel.

La distribution spatiale, comme les variations temporelles, des populations d'Hétéroconobiontes apparaissent nettement moins liées à celles des cônes en raison de leur capacité de développement dans d'autres substrats. Néanmoins, cette dernière alternative est moins exploitée que prévu, témoignant d'une adaptation déjà importante au milieu des cônes. Les insectes maintiennent quelques caractéristiques propres à les favoriser en fonction de l'abondance des cônes (polyvo-

linisme généralisé, déplacements des larves dans l'arbre), mais préexistent, à un degré certes plus limité, des mécanismes d'évitement caractéristiques des sténoconobiontes, indiquant la direction du processus évolutif. Ces diverses caractéristiques leur procurent un léger avantage sur les Sténoconobiontes certaines années, mais celui-ci est insuffisant pour leur permettre de les concurrencer en permanence et leur taux reste généralement très limité.

3 — MÉCANISMES DE RECONNAISSANCE DES CÔNES OBSERVÉS POUR QUELQUES PHYTOPHAGES CARACTÉRISTIQUES

L'étude menée sur 3 espèces Sténoconobiontes caractéristiques montre qu'il n'existe pas de modèle unique pour la découverte des cônes-hôtes. Néanmoins, plusieurs aspects convergents ont été mis en évidence chez ces insectes. La reconnaissance du cône correspondant à la fois à l'essence et au stade adapté pour la ponte est toujours le fait de la femelle, dont l'aptitude est étroitement conditionnée par la maturation de son appareil reproducteur. La découverte ne procède apparemment pas d'une réponse directe de l'insecte aux seuls signaux fournis par le cône, mais inclut une succession d'étapes où interviennent, à des degrés divers, des stimuli distincts provenant de l'environnement large (arbre dans sa totalité) ou immédiat (feuillage environnant) de ce dernier. La sélection d'un arbre, fructifère ou non, appartenant à l'essence convenable apparaît ainsi généralement antérieure et effectuée à plus longue distance que celle du cône, réalisée à proximité de l'arbre, sinon de l'intérieur du houppier. Le décalage entre les deux phases tend cependant à se réduire au minimum chez les espèces qui utilisent les arbres fructifères comme lieu de rendez-vous pour l'accouplement (*Lasioma*).

La complexité de la chaîne comportementale aboutissant au dépôt des œufs dépend de l'utilisation ou non du substrat de ponte comme base trophique imaginaire. Les insectes ont pu ainsi être regroupés en deux ensembles à comportements totalement différents.

La prise alimentaire fournit aux insectes correspondants (*Pissodes*) des renseignements directs sur le contenu nutritif et la résistance à la pénétration des cônes. A cette alimentation est associé un mécanisme adaptatif particulier, la diapause reproductrice imaginaire. Cette dernière pallie, à travers de l'exigence de la nutrition préalable sur le cône pour la maturation ultime de l'appareil reproducteur, l'absence de synchronisation entre l'émergence des adultes et la présence d'un stade de cône favorable au développement larvaire. Le mécanisme de reconnaissance s'appuie largement sur les signaux visuels et surtout olfactifs propres à l'essence considérée, ceux du cône n'intervenant qu'à très courte distance.

Les insectes du second groupe, incapables de se nourrir aux dépens du cône, sont conduits à utiliser des signaux représentant un reflet indirect, coïncidant dans le temps, de l'évolution du contenu nutritif du cône. Le processus, pour être aussi précis, doit donc être plus complexe bien qu'une synchronisation adaptative existe entre émergence imaginaire et présence d'un stade de cône approprié au développement larvaire. Nos expérimentations ont révélé un rôle proportionnellement plus important des signaux fournis par le cône vis-à-vis de ceux de l'arbre, incluant l'action combinée ou successive des stimuli visuels, olfactifs, chimiques de contact et tactiles.

Les signaux visuels ne constituent jamais des facteurs spécifiques d'orientation, mais les caractéristiques spectrales des cônes sont néanmoins susceptibles de jouer un rôle complémentaire dans le guidage vers les arbres fructifères des l'ins-

tant où elles constituent un signal nettement distinctif du feuillage. Le contraste cône/feuillage existant, à l'intérieur de la gamme d'ondes visible par les insectes, chez les essences à développement reproductif annuel pourrait ainsi jouer le rôle d'image de recherche visuelle pour certains des insectes inféodés. Des tests olfactométriques ont montré l'attractivité olfactive des cônes pour les femelles prêtes à pondre. Celles-ci arriveraient à discriminer les mélanges odorants fournis par les cônes à leurs divers stades de développement, dont la composition apparaît nettement différente. La représentativité des mélanges volatils utilisés, obtenus par extraction à l'aide de solvants, est cependant discutable vis-à-vis du bouquet odorant réellement fourni dans la nature. De plus, ces signaux olfactifs ne semblent différer que sur le plan quantitatif de ceux fournis par les autres structures de l'arbre. Il apparaît plausible de considérer que les signaux propres du cône sont largement dilués à distance et ne permettent aux insectes de localiser précisément les cônes qu'en étant à proximité. Inversement, la perception d'un ensemble des composés volatils caractéristiques d'une essence influencerait l'orientation à distance vers les arbres correspondants.

Les signaux chimiques perçus lors du contact avec le cône apparaissent, en dernière analyse, responsables de la précipitation du choix du stade de développement du cône-hôte.

La forme apparemment stéréotypée de ces comportements recouvre en réalité une importante variabilité individuelle. Celle-ci est le garant d'un maintien possible de l'espèce dans les conditions écologiques d'un système très fermé, où les potentialités individuelles d'ajustement à l'évolution de l'hôte sont déterminantes.

Une étude limitée menée sur une seule espèce a montré que les potentialités globales de choix de la femelle apparaissent nettement plus restreintes que les milieux susceptibles de servir de base de développement au sortir de l'oeuf. La nutrition larvaire modifie progressivement cette aptitude, mais ne semble pas agir sur la détermination du site d'oviposition, qui apparaît génétiquement fixée.

Tous ces éléments ont suggéré l'existence d'au moins deux processus adaptatifs différents pour les *Stenocorymbiontes*. Le premier, le plus primitif, pourrait correspondre à l'adaptation progressive de populations d'insectes s'attaquant préalablement aux structures végétales du même arbre, et dont la nutrition imaginaire aurait dérivé vers les structures reproductrices. Le mécanisme de reconnaissance qui en découle s'appuie encore largement sur les structures primitives, pousses et rameaux, tandis que le cône intervient par des signaux relativement simples. Le deuxième processus pourrait correspondre à une colonisation plus directe de la nouvelle niche «cônes», sans forcément présenter de transition sur d'autres structures du même arbre. Le processus de découverte s'appuie davantage, bien que le degré soit variable selon les insectes, sur les signaux propres du cône et sa base chimiosensorielle apparaît nettement plus complexe.

En conclusion, il est suggéré que le système cône-insecte a atteint, au moins dans les peuplements monospecifics composés d'essences indigènes en Europe occidentale, un stade momentané d'équilibre favorable au végétal. L'acyclisme de la production n'est que partiellement compensé par le fonctionnement actuel des mécanismes de diapause prolongée et maintient effectivement les populations de phytophages à un niveau compatible avec la dissémination des graines nécessaires à la pérennité des peuplements.

Cet équilibre doit néanmoins être considéré comme dynamique et susceptible d'évoluer dans le sens d'un ajustement plus favorable à l'insecte, en relation avec les processus de diversification spécifique tenant à une adaptation plus fine au niveau de l'essence. Les diverses manipulations humaines ayant pour but de régulariser artificiellement la production

annuelle de graines doivent, dans cette perspective, être considérées avec la plus extrême attention. La régularité recherchée pourrait paradoxalement conduire à remettre en cause les mécanismes naturels de régulation des populations de ravageurs, basés sur l'irrégularité d'apparition des hôtes. Les attaques massives observables en vergers à graines en sont une première manifestation.

Oumessaad TOUBAL. — *Phytoécologie, Biogéographie et Dynamique des principaux groupements végétaux du massif de l'Édough (Algérie nord-orientale)*. Thèse de 3e cycle soutenue le 26 mai 1987 à l'Université Joseph Fourier de Grenoble, 111 pages, 1 carte h.t. — JURY : R. LOISEL, P. OZENNE, L. RICHARD, J.P. PELTIER, A. LABBE.

L'Édough est un massif formant promontoire en avant de la côte de l'Algérie orientale ; probablement ancienne elle rattachée au continent par les sédiments recouvrant la dépression dont le lac Fetzara occupe le centre, il se trouve en avant de la chaîne côtière constituée par la petite Kabylie à l'ouest, les Monts de la Medjerda et la Kroumirie tunisienne à l'est. C'est un môle cristallin elliptique mesurant, de la ville d'Annaba au Cap de Fer, 11 km environ. Le relief et la lithologie permettent de distinguer trois parties dont la plus orientale, et la plus élevée, culmine à 1.008 m près du village de Seraïdi (anciennement Bugeaud).

C'est cette partie orientale qui fait l'objet de la thèse, dans le cadre de la feuille Seraïdi au 1/25.000. C'est la partie la plus humide, la plus boisée, la plus diversifiée écologiquement ; de plus, soumise à une pression anthropique importante du fait de la proximité de la ville d'Annaba (400.000 hab.), de ses complexes industriels, et du tourisme qui se développe rapidement dans le massif.

La structure géologique est relativement uniforme : un bloc central de gneiss et, sur la périphérie, des affleurements de micascistes, de microgranite et de grès numidien. Les sols sont acides, insaturés, fortement humifères, assez profonds.

Le climat est partout de type thermoméditerranéen humide. La température moyenne annuelle est de 19° à Annaba, 15° encore à Seraïdi ; les précipitations dépassent 700 mm par an sur la côte et atteignent 1.200 mm au sommet. L'indice xérothermique est compris entre 82 et 87.

La végétation appartient dans l'ancienne nomenclature d'Emberger aux étages bioclimatiques subhumide (partie inférieure du massif) et humide (partie supérieure), et dans la nomenclature d'OZENNE et de QUEZEL aux étages thermo-, méso- et supraméditerranéen. L'importance des précipitations favorise la chénaie caducifoliée à Zen dans la partie haute et, jointe à la nature partout siliceuse des roches, la prédominance du chêne-liège partout sauf aux abords du littoral.

Les limites altitudinales sont naturellement plus basses sur le versant exposé au nord et tourné vers la mer que sur le versant méridional soumis à l'insolation et aux vents chauds du sud. La différence est de l'ordre de 200 à 300 mètres.

Ainsi l'étage thermoméditerranéen s'élève jusqu'à 400 m sur le versant sud ; mais sur le versant nord il se réduit à une frange côtière ne dépassant guère 200 m. Il est rapporté ici à une «série de l'Oïléo-lentisque», séparée en un niveau inférieur à Caroubier et à un niveau supérieur à Myrte. Toutes les caractéristiques thermophiles s'y trouvent : *Ceratonia silqua*, *Olea oleaster*, *Chamaerops humilis*, *Nerium oleander*, *Euphorbia dendroidea*, *Prasium majus*, *Inula viscosa*. Son étude est difficile en raison de la pression humaine et de la fragmenta-

tion des groupements, mais les stades de dégradation sont bien reconnaissables, du maquis dense aux pelouses rases avec *Asphodelus microcarpus* et *Urginea maritima*. Pourtant la garrigue à *Euphorbia dendroidea*, si typique de cet étage ailleurs et même jusqu'aux littoraux des Alpes maritimes, manque ici et l'*Euphorbe* n'est présente que dans des falaises littorales : Cap de Garde (sur micasciste), Anse de l'Oued el Begrat (sur gneiss).

A signaler dans cette dernière station :

- une flore psammophile littorale relativement riche (43 espèces) en dépit de la fréquentation ;
- au-dessus, en amphithéâtre et sur une hauteur de 150 à 200 m, un peuplement dense et presque monospécifique de *Genista numidica*

L'Oléo-Lentisque se retrouve localement, sous forme de digitations ou d'enclaves consécutives au défrichement, dans la base de la Subéraie à Lentisque.

L'étage mésoméditerranéen est le domaine du chêne-liège. Il occupe la plus grande partie du massif et atteint les crêtes sommitales. Il a été divisé en deux séries, du Chêne-liège et du Pin maritime, en suivant l'avis de SCHOENENBERGER qui considère en Tunisie les peuplements de ce Pin comme climaciques. Ici le Pin forme des îlots dispersés dans la Subéraie, purs en versant nord, mélangés de chêne exposition sud. Mais la strate arbustive est identique et l'auteur paraît considérer finalement la pinède seulement comme un pléioclimax, au sens de GAUSSEN.

En raison de son amplitude altitudinale, la formation du chêne liège peut être séparée en plusieurs niveaux, qui ont été également distingués en Tunisie.

1) La chénaie à *Lentisque* entre (300), 400 et 550 m en versant sud, descendant par endroits jusqu'à la côte au nord. L'abondance du Myrte caractérise bien ce niveau, infiltré même de quelques thermoméditerranéennes (*Chamaerops*, *Prasium*, *Teucrium fruticosum*). DEBAZAC rattache effectivement ce groupement à l'Oleo-Ceratonion, et ailleurs comme en Provence cristalline il a été reconnu que la Subéraie se trouve à cheval sur les deux étages.

2) La Chénaie à *Cytisus tryphlorus*. C'est la forme optimale de la Subéraie. Sous forme de futaie dense, elle contient des arbres imposants, atteignant jusqu'à 4 mètres de circonférence. Le sous-bois arbustif est pauvre ; en revanche *Pteridium aquilinum* forme des nappes étendues. Dans les zones plus sèches ou à sol moins profond, la forêt est plus claire, sur maquis bien développé dont *Erica arborea* est une constante. Divers faciès sont distingués, dépendant essentiellement des conditions de sol : à *Viburnum tinus*, à *Erica scoparia* à *Erica multiflora*, à *Phillyrea angustifolia*, ainsi que des groupements herbacés. A ce niveau appartiennent les faciès mixtes à Pin maritime mentionnés plus haut ; les faciès à chêne-zeen sont traités avec l'étage suivant

L'étage supraméditerranéen n'est représenté que par sa base ; il forme ici la «série du chêne-zeen». Bien qu'il soit peu développé dans l'Edough, son étude est cependant très instructive. On sait en effet que la formation à chêne zeen (*Quercus faginea* ssp. *mibeckii*), localement avec le chêne Afarès, est le viciant en Afrique du Nord des forêts de chênes caducifoliés européennes et notamment de la formation à chêne pubescent du sud de l'Europe. L'aire du Zeen couvre la partie méditerranéenne du Maghreb et de l'Espagne ; en Algérie, il occupe 65.000 ha, dans les montagnes

humides du nord-est essentiellement, où cette formation a été étudiée précédemment par QUEZEL et par DEBAZAC.

Dans l'Edough, la série du zeen est développée entre 600 et 950 m ; mais des dégâtations, pures ou mélangées de chêne-liège, descendent dans les vallons jusqu'à 300 m.

Plusieurs regroupements ont été distingués.

a) La forêt de chêne zeen proprement dite, futaie élevée, (jusqu'à 20 à 30 mètres), avec une densité de couvert qui réduit beaucoup le sous-bois ; le sol est relativement humide, profond, à horizon humifère épais de 20-40 cm. *Cerasus avium* est présent ; *Quercus afares* semble possible mais n'a pas été observé. Le tableau de relevés indique que ce groupement appartient bien déjà à l'étage supraméditerranéen, les espèces méditerranéennes proprement dites étant minoritaires

b) Un faciès à *Castanea sativa*, en versant nord ou dans les parties les plus humides. Ce serait la seule localité de Châtaigner en Algérie. Sa spontanéité y est discutée, bien qu'il soit dans des stations difficiles d'accès et qu'il régénère bien.

c) Un faciès mixte où la Chénaie caducifoliée s'intrique avec la Subéraie à *Cytisus*, formant soit un niveau de transition soit des indentations. L'équilibre entre les deux espèces est instable ; le Chêne liège est favorisé par sa plasticité écologique et le Zeen par sa résistance au feu.

d) Des stations ripicoles de Chêne-zeen, dans les vallons frais des étages inférieurs.

Les groupements a et b forment indiscutablement la base d'un étage supraméditerranéen ; le groupement c appartient au sommet du mésoméditerranéen. LOISEL et coll. (1986) ont observé de leur côté cette dualité et séparent les associations à Chêne-zeen en deux groupes rattachés respectivement aux deux classes *Quercetum pubescentis* et *Quercetum ilicis*.

La végétation azonale comprend d'une part les formations littorales mentionnées plus haut à propos du Thermoméditerranéen, et d'autre part la végétation ripicole. Les alluvions qui entaillent le massif juxtaposent sur une courte distance trois groupements correspondant sensiblement aux trois étages :

— à *Nerium oleander* (Laurier-Rose) et *Tamarix africana* au-dessous de 100 m d'altitude ;

— à *Populus alba*, *Fraxinus ornus* et *Ulmus campestris*, dans l'étage mésoméditerranéen inférieur, jusque vers 300 m ;

— à *Alnus glutinosa*, dans la partie supérieure, surtout en versant nord. L'Aune est ici à la limite sud de son aire géographique. La transition entre les deux derniers groupements est très progressive.

La carte de la végétation correspond à la totalité de la feuille Séraïdi 1/25 000 et représente 170 km². Les levés de terrain ont été complétés par des photographies aériennes à même échelle. Les conventions de couleurs, de trames et de signes sont celles du système GAUSSEN.

Bibliographie de 120 titres.

Le principal intérêt est de donner une étude intégrée d'un secteur représentatif du domaine côtier qui s'étend le long des côtes de l'Algérie orientale et de la Tunisie du nord, sur 350 km environ, et dont la végétation n'avait fait l'objet jusqu'ici, hormis une cartographie schématisée au millionième, que d'études portant sur des groupements végétaux séparés. C'est aussi le premier essai de cartographie écologique à échelle détaillée réalisé en Algérie orientale.

ANALYSES D'OUVRAGES

BETZIG, L., BORGERHOFF-MULDER, M., TURKE, P. (1988). — *Human Reproductive Behaviour. A Darwinian Perspective*. Cambridge University Press, 363 pp.

Les mécanismes de l'évolution de la société humaine correspondent assez au paradigme darwinien et l'économie de la nature est basée sur une compétition permanente. C'est alors un devoir de faire le nécessaire pour comprendre le fonctionnement de cette économie et pour éclairer les phénomènes sociaux qui la régissent. Mais quelles sont donc les bases scientifiques nécessaires permettant d'analyser ces mécanismes de l'évolution de l'Homme ? Les anglo-saxons ont très bien compris, que ce n'est pas une tare d'être zoologiste-évolutionniste pour étudier les fonctionnements des sociétés humaines, — chose difficile à faire admettre en France.

Ce livre examine la variabilité culturelle et les chemins par lesquels les hommes et les femmes de notre espèce choisissent leur partenaire et élèvent leurs enfants, et ceci dans le contexte de la théorie de l'évolution biologique. Un grand nombre de chercheurs, dont de nombreux d'origine zoologiste, ont collecté et analysé des données quantitatives pour tester les hypothèses darwiniennes dans la variabilité du comportement humain. On nous présente pour la première fois une collection d'études de terrain sur les problèmes de l'anthropologie évolutive en incorporant des données sur les sociétés traditionnelles, modernes et historiques en ce qui concerne le comportement reproducteur et l'investissement parental.

Ces travaux constituent un avancement considérable pour la compréhension de nos comportements. La contribution de Richard D. Alexander : « *Evolutionary Approaches to Human Behavior : What Does the Future Hold?* » (317-341) me paraît significative à plus d'un titre pour entrer dans le vif des recherches futures sur la biologie du comportement de notre espèce et dont la lecture attentive est vivement conseillée.

Dans mon Vocabulaire Ethologique (1977) j'écrivais : « Il n'y a probablement pas d'espèce animale chez laquelle la communication intraspécifique soit devenue un obstacle aussi difficilement surmontable que chez l'Homme », et Alexander arrive à la conclusion : « There is probably no area of investigation in which it is more difficult to be scientific than that involving human behavior » !

Armin HEYMER

O.L. GILBERT. — *The ecology of urban habitats*. Un volume relié XI + 367 pages, paru en 1989. Chapman et Hall éditeurs, Londres et New York. Prix : 35 livres sterling. ISBN : 0-412-28270-4.

Sous le titre « *Ecology of urban habitats* » l'auteur traite de l'écologie des organismes animaux et végétaux qui colonisent les divers milieux, le plus souvent fortement modifiés et perturbés, qui se rencontrent dans les villes, les zones industrielles, le long des voies ferrées, des routes et des canaux. Les différents types de groupements végétaux qui s'installent, l'autoécologie souvent très particulière des espèces colonisatrices, sont décrits, ainsi que les modifications que ces organismes peuvent subir, qu'elles soient de nature génétique (plantes résistantes à divers types de polluants par exemple) ou dues au comportement (par exemple nidification des oiseaux).

Cet intéressant ouvrage est une tentative de synthèse de la littérature souvent abondante (la bibliographie couvre 17 pages) correspondant à des recherches qui ont été effectuées principalement en Grande Bretagne et en Allemagne, et très peu en France semble-t-il. Cependant ceux-ci existent dans notre pays et certains sont déjà anciens. Citons par exemple les travaux du botaniste P. JOVET sur la flore et la végétation de la ville de Paris. Malgré ces lacunes bibliographiques ce livre intéressera certainement les écologistes qui pourront trouver dans le milieu urbain en France un domaine d'étude aussi fructueux qu'en Grande Bretagne.

R. DAJÓZ

Paul A. KEDDY. — *Competition*. Un volume X + 202 pages paru en 1989. Série « *Population and community ecology* ». Chapman et Hall éditeurs, Londres et New York. Prix : 12,95 livres sterling. ISBN : 0-412-31360-X.

Pour certains écologistes la compétition est l'un des éléments principaux qui assurent la structure et l'évolution des communautés d'êtres vivants. Pour d'autres écologistes, le rôle de la compétition est très controversé et des phénomènes tels que le mutualisme ou la prédation doivent être pris en considération. Bien que très étudié, le phénomène de compétition n'a guère fait l'objet d'une tentative de synthèse.

Une synthèse critique sur le rôle de la compétition est l'objet de ce livre, dans lequel on trouve en outre diverses considérations, comme par exemple la nature des organismes et les régions géographiques les plus favorables à son étude. Cette tentative visant à établir dans un domaine de l'écologie des considérations théoriques nouvelles est particulièrement intéressante. Ce livre sera lu avec intérêt par tous les écologistes.

R. DAJÓZ

Heinrich WALTER, Seigmar W. BRECKLE. — *Ecological systems of the geobiosphere. Volume 3. Temperate and polar zoniobioses of Northern Eurasia.* Un volume relié XII + 581 pages, paru en 1989. Springer éditeur, Berlin, Heidelberg, New York. Prix : 298 DM. ISBN : 3-540-15029-3.

Voici le troisième volume (dans une série qui doit en comprendre quatre) d'un ouvrage consacré à la description des principaux écosystèmes de la biosphère. Ce volume sera précieux car il couvre une région géographique (l'Europe centrale et orientale et surtout l'Asie paléarctique) qui, pour beaucoup d'écologistes est une «terra incognita». Beaucoup de ces régions sont à peu près inaccessibles ; d'autre part la littérature les concernant est fréquemment en langue russe et difficile à trouver. L'un des auteurs, H. WALTER, a eu la possibilité d'obtenir la quasi totalité de cette littérature ; sa connaissance de la langue russe et du pays lui permet d'offrir au lecteur une très intéressante synthèse sur l'écologie (sur-tout végétale) d'une région où, il faut le préciser les études de pédologie et d'écologie végétale étaient déjà actives au XIX^e siècle.

Les différents milieux traités dans ce volume sont les suivants : les forêts tempérées de l'Europe ; les steppes semi-arides de l'Eurasie ; le désert semi-aride de la région Caspienne ; les déserts du Kazakhstan ; les déserts de l'Asie centrale ; la taïga eurosibérienne ; la toundra eurasiatique ; quelques montagnes de la région euro-sibérienne. Pour chaque région des données géographiques, pédologiques, climatiques sont tout d'abord fournies. Puis vient une étude de la végétation sous tous ses aspects. Lorsqu'elles existent (par exemple pour la forêt d'Europe centrale) des données sur la faune sont également fournies. L'illustration est particulièrement abondante et les nombreuses photographies très intéressantes. Il faut remarquer que la région traitée est caractérisée par la présence de nombreuses localités où la nature «primitive» est restée intacte, ce qui ne se rencontre pratiquement plus dans les autres régions tempérées. Toutes ces particularités font de ce troisième volume de «Ecological systems of the geobiosphere» un ouvrage fort intéressant et une source de documentation fort utile.

R. DAJOZ

Milton H. STETSON (éditeur). — *Processing of environmental information in Vertebrates.* Un volume relié XIII + 261 pages paru en 1988. Springer éditeur, Berlin, Heidelberg, New York. Prix : 148 DM. ISBN : 3-540-96558-0.

Ce livre résulte d'un symposium dont l'objectif était de mettre en évidence les mécanismes nerveux et neuroendocrines grâce auxquels les Vertébrés traduisent les diverses informations qu'ils reçoivent du milieu environnant, en réponses de nature physiologique. Les neuf chapitres traitent de divers sujets touchant tous les groupes de Vertébrés. Ce sont les suivants : Photoperiodic effects on thyroid function in fish - Neuroendocrine processing of environmental information in Amphibian - Circadian locomotor rhythms in birds correlate with and may be explained by rhythms in serotonergic, N-acetyltransferase, and melatonin - Daylength and control of seasonal reproduction in male birds - Changes in reproductive function of free-living birds in direct response to environmental perturbations - The influence of light on the mammalian foetus - Neuroendocrine mechanisms mediating the photoperiodic control of reproductive

function in sheep - Photoperiodism and seasonality in hamsters : role of the pineal gland - Reproductive refractoriness in hamsters : environmental and endocrine etiologies.

Ce sommaire montre qu'il s'agit d'un livre pouvant intéresser les écologistes et les spécialistes du comportement des Vertébrés

R. DAJOZ

L.A. BOORMAN, J.D. GOSS-CUSTARD, S. McGORTY. — *Climatic change, rising sea level and the British coast.* Un volume de 24 pages paru en 1989. Research Publication n°1 de l'Institute of Terrestrial Ecology. Her Majesty's Stationery Office, Londres. Prix : 5,5 livres sterling.

Si certaines prévisions actuelles relatives à des modifications climatiques se confirment, l'élévation du niveau de la mer au siècle prochain posera de sérieux problèmes en Grande Bretagne. De nombreuses zones vulnérables, peu élevées, seront envahies par la mer. Cet ouvrage examine quelles en seront les conséquences sur la flore et la faune littorales, sur les reliefs (falaises, dunes) et quelles en seront les implications socio-économiques. Il se termine par l'indication de directions de recherches souhaitables pour mieux appréhender le phénomène.

R. DAJOZ

R.G.H. BUNCE. — *Heather in England and Wales.* Un volume 52 pages paru en 1989. Publication n°3 de l'Institute of Terrestrial Ecology. Her Majesty's Stationery Office, Londres. Prix : 5,9 livres.

Il s'agit d'une étude sur la répartition en Angleterre et au pays de Galles et sur la structure des landes à bruyère (*Calluna vulgaris*) ainsi que des landes à *Erica* spp., des modifications qu'elles ont subi dans l'histoire sous l'action de l'homme, et des possibilités de restauration. Le rôle des landes à bruyère dans le tourisme, dans la création de paysage appréciés et dans le maintien de la vie sauvage est souligné.

R. DAJOZ

Rob HENGVELD. — *Dynamics of biological invasions.* Un volume relié + 160 pages, paru en 1989. Chapman et Hall éditeurs, Londres et New York. Prix 22,5 livres sterling. ISBN : 0-412-31470-3.

Cet ouvrage étudie à l'aide de nombreux exemples, la dynamique des espèces qui sont impliquées dans les processus d'invasion. L'auteur utilise des modèles tirés de l'épidémiologie et de la géographie humaine pour tenter une analyse des processus de dispersion des espèces, aux points de vue temporel et spatial. La théorie généralement admise de l'équilibre de la nature avec des espèces ayant une aire de répartition stable, paraît pouvoir être remplacée par une théorie dynamique du non équilibre, si l'on se place à une échelle spatio-temporelle suffisamment grande.

R. DAJOZ

VIE DE LA SOCIÉTÉ SOCIÉTÉ D'ÉCOLOGIE

SOMMAIRE

- Compte-rendu de l'Assemblée Générale 1988
- Compte-rendu du Conseil du 6 juin 1989
- Écologie du Paysage : débats terminologiques

ASSEMBLÉE GÉNÉRALE 1988 DU 26 JANVIER 1989 — PARIS —

ORDRE DU JOUR :

Allocation du Président - Désignation des Commissaires aux comptes - Proclamation du Prix «Charles Sauvage» - Proclamation du Prix de la Société - Rapport moral - Vote sur le rapport moral - Rapport du Trésorier - Vote sur le rapport du Trésorier - Cotisations et abonnements pour 1990 - Questions diverses.

L'Assemblée générale s'est tenue le 26 janvier 1989, au Muséum National d'Histoire Naturelle, de 14 h à 15 h 30. 39 membres sont présents.

La séance est ouverte par le Président, M. OZENDA, qui présente brièvement certains points de sa réflexion sur la Société d'Écologie.

Il est ensuite procédé à la désignation des Commissaires aux Comptes : MM. YON et DOCHE sont élus à l'unanimité.

Le Président présente ensuite la proposition du Conseil pour l'attribution du Prix Sauvage 1989. En sa séance du 8 novembre 1988, le Conseil, unanime, a proposé de décerner le Prix au Professeur Albert-Louis ROUX.

Professeur à l'Université Claude-Bernard (Lyon I) et Directeur de l'U.R.A. 367 du C.N.R.S. «Écologie des eaux douces», A.L. ROUX est depuis plusieurs années responsable et coordonnateur scientifique du programme PIREN intitulé «Organisation et évolution des hydrosystèmes fluviaux, l'exemple de la vallée du Rhône». Dans ce cadre, les activités de A.L. ROUX ont conduit à des travaux qui sont dans la ligne de pensée du Professeur SAUVAGE; Dès le début, A.L. ROUX a su promouvoir une approche pluridisciplinaire, que beaucoup ont prônée sans pour autant en faire une réalité.

Le chenal principal du fleuve et ses annexes aquatiques sont étudiés dans leurs relations avec la plaine d'inondation par une équipe regroupant principalement hydrobiologistes, géomorphologues et phytosociologues. L'importance et la cohérence des résultats acquis dans la section du Rhône comprise entre Genève et Lyon a conduit A.L. ROUX et son équipe à éprouver les concepts et les méthodes dans d'autres systèmes fluviaux. Ainsi s'est établie une collaboration avec des équipes homologues de Strasbourg (M. CARBIENER) et de Rastatt en Allemagne (M. DIESTER) travaillant dans la vallée du Rhin. Très vite, le champ d'investigation devait s'élargir : des conventions de collaboration sont maintenant en cours d'établissement avec des organismes hongrois et yougoslaves en vue de développer une coopération scientifique sur le système danubien.

Les travaux dirigés par A.L. ROUX sont importants à deux titres au moins :

D'un point de vue fondamental, ils contribuent au renouvellement des concepts en écologie. L'analyse des systèmes fluviaux a en effet mis en évidence l'importance de l'hétérogénéité spatiale et de la variabilité temporelle dans le fonctionnement de ces systèmes et le maintien de l'ensemble de leurs composantes ; des convergences s'établissent ainsi avec les recherches sur les systèmes forestiers, qui révèlent également le rôle de l'hétérogénéité et des divers régimes de perturbation dans la dynamique de leur régénération. L'approche écosystémique classique se trouve ainsi dépassée, tandis que ce qu'il est convenu d'appeler «écologie des paysages» prend de plus en plus de consistance.

D'un point de vue appliqué, les travaux d'A.L. ROUX et de son équipe fournissent les bases d'une gestion rationnelle des «hydrosystèmes» complexes que forment les mosaïques aquatiques et forestières des plaines fluviales, en particulier dans la perspective d'un meilleur développement des populations de grands poissons migrants.

Promoteur de recherches riches d'enseignements au plan théorique et prometteuses en termes d'applications, A.L. ROUX mérite donc pleinement l'attribution du Prix Sauvage 1989.

Cette proposition du Conseil est ratifiée par acclamation.

Le Professeur A.L. ROUX demande alors la parole, pour dire combien il est sensible à l'honneur qui lui est ainsi fait, et pour souhaiter que cet honneur revienne non à lui seul, mais à l'ensemble des chercheurs qui ont travaillé avec lui : c'est vraiment un travail d'équipe qui a permis les succès obtenus. L'Assemblée Générale, par ses applaudissements, exprime son adhésion à cette proposition.

Le Président donne ensuite la parole au Secrétaire Général, pour la proclamation du Prix de la Société d'Écologie. Après vote par correspondance, le Conseil propose d'attribuer le prix à Madame Odile GASCHIGNARD-FOSSATI.

Le système d'aménagement hydro-électrique construit par la Compagnie Nationale du Rhône sur le Haut et le Bas-Rhône aboutissait à la mise en place d'un ensemble de structures originales dont l'impact sur les communautés benthiques était jusqu'au début des années 80 mal connu. La thèse de Madame FOSSATI, soutenue en juin 1986, sur la répartition spatiale des macro-invertébrés benthiques d'un bras vif du Rhône ; rôle des crues et dynamique saisonnière s'inscrit dans cette problématique. Dans cette thèse, portant plus particulièrement sur les effets de brutales variations de débit sur une

portion court-circuitée du Rhône, Madame FOSSATI a montré qu'elle était capable de maîtriser une recherche a priori difficile puisqu'elle s'inscrit dans un cadre spatial hétérogène. Le cadre temporel est lui-même complexe, dominé par le caractère irrégulier et imprévisible des variations de débit. À partir du jeu de données obtenues, Madame FOSSATI a montré qu'elle était capable de faire appel à bon escient aux techniques d'analyses multivariées (particulièrement APC ou AFC) seules capables de démêler un système aussi complexe.

Madame FOSSATI montre notamment de façon originale et pertinente comment analyser et traiter les problèmes de granulométrie et un ensemble de 24 variables mésologiques, les caractéristiques des peuplements et l'interaction espace-temps, les relations entre le benthos épigé et la faune interstitielle et les processus de recolonisation après une crue importante.

Il faut souligner un aspect important de cette thèse : dans la discussion finale, Madame FOSSATI s'est efforcée de replacer ses résultats dans un cadre théorique, en ouvrant une réflexion sur les concepts de perturbation, de succession et de colonisation. Elle y donne la preuve d'une bonne culture en écologie générale et révèle un esprit qui ne se contente pas de prendre des concepts tels qu'ils sont classiquement présentés, mais cherche à les mettre en perspective et nourrit la réflexion à partir des invertébrés des eaux courantes. Madame FOSSATI, dans ce chapitre, témoigne de ses profondes qualités de chercheur : ne se contentant pas de décrire « bien » une situation écologique complexe, elle apporte, à partir de son expérience de terrain, une contribution consistante à la réflexion théorique.

Son dossier montre aussi son aptitude à aborder des problèmes appliqués, avec son rapport sur le « Bilan de l'aménagement du marais des Echets (Ain) », très soigné, très concret, y compris dans son approche scientifique.

Écologue auteur de recherches fondamentales de qualité, ayant donné lieu à plusieurs publications, menant aussi de bonnes études appliquées, Madame FOSSATI mérite amplement le Prix de la Société d'Écologie.

La proposition d'attribuer le Prix de la Société à Madame Odile GASCHIGNARD-FOSSATI est ratifiée par acclamation.

Le Président donne ensuite la parole au Secrétaire Général pour la lecture du rapport moral.



RAPPORT MORAL (Le Secrétaire Général)

Mes chers Collègues,

L'année 1988 a été assez riche en faits qui marquent de nouvelles étapes dans l'évolution de la Société d'Écologie.

En ce qui concerne le fonctionnement interne de la Société, rappelons simplement que la précédente Assemblée Générale a été l'occasion d'un renouvellement partiel du Conseil. Nous avons observé une augmentation sensible des candidatures, avec 19 candidats pour 11 postes de conseillers, ce qui traduit, je pense, un désir croissant de participation active de la vie de la Société. Comme à l'accoutumée, le Conseil s'est réuni au printemps et à l'automne, avec toujours une très bonne participation des collègues de différentes régions, en dépit des problèmes que cela leur pose. Il faut les en remercier chaleureusement.

L'effectif des Membres et celui des Laboratoires abonnés au Bulletin d'Écologie s'est encore accru en 1988. Le tableau ci-dessous récapitule l'évolution au cours des dernières années :

	Janvier 1986	Janvier 1987	Janvier 1988	Janvier 1989
Membres non abonnés	148	204	226	241
Membres abonnés	313	331	333	336
TOTAL	461	535	559	577
Laboratoires abonnés	181	187	200	210

L'accroissement 1988 est dû pour une part à la création du groupe « Écologie du Paysage ». Il est certain que de tels groupes thématiques peuvent être un facteur de dynamisme important. Il est à souhaiter que d'autres se créent. Puis-je suggérer que nos Journées sur l'Écologie parasitaire offrent l'occasion de constituer un groupe sur ce thème si important ?

Bien entendu, le fonctionnement de ces groupes peut poser quelques problèmes d'organisation et de financement, problèmes variables selon la nature et les objectifs des groupes. Il faut, je pense, être pragmatique pour tester les meilleures solutions.

Parmi les faits les plus importants, je mettrai en avant la participation de la Société, représentée par son Vice-Président M. BELLAN et par le Secrétaire Général, à la préparation du 5ème Symposium Européen d'Écologie. Les liens tissés, grâce à M. BELLAN, avec nos amis Italiens, ont facilité les choses, les Italiens étant les organisateurs de ce symposium.

En février 1988 avec les représentants d'autres Sociétés européennes, nous avons élaboré le thème du Symposium et défini son organisation. Notre expérience du colloque de Bordeaux organisé par l'AFIE et la Société d'Écologie a été particulièrement utile et je crois pouvoir dire que notre Société, qui n'avait que peu participé aux précédents Symposiums Européens, a joué un rôle particulièrement constructif, qui s'est poursuivi en décembre 1988, avec la participation de M. BELLAN à une réunion destinée à fixer le contenu de la deuxième circulaire.

Sans vouloir préjuger sur l'avenir, les contacts que nous avons eu avec nos collègues européens laissent à penser que notre Société pourrait être sollicitée pour organiser le 6ème symposium, en 1992. Ce serait là une grande chance pour la Société qui trouverait ainsi un nécessaire rayonnement européen.

Autre point important : avec nos amis de l'AFIE, il a été décidé d'organiser en 1990 un colloque commun à l'occasion des 20ème et 10ème anniversaires respectifs de nos Associations. Ce qui importe, au-delà de l'aspect commémoratif, c'est le renforcement des liens que nous tissons avec l'AFIE, en illustrant ainsi l'importance des échanges entre les milieux de la recherche et ceux des ingénieurs amenés à en appliquer les résultats dans la gestion de l'espace. Ce colloque est organisé à Lyon par nos collègues de l'Université Claude Bernard et les membres lyonnais de l'AFIE. Dès maintenant, nous pouvons les remercier d'avoir pris en charge l'organisation de cette manifestation, maintenant totalement engagée, puis la première circulaire a été diffusée.

Ainsi, grâce aux actions préparatoires menées en 1988, 1989 est jalonné de 3 manifestations importantes.

— nos Journées sur l'Écologie parasitaire, organisées conjointement par MM. EUZET et RIOUX pour notre Société et M. PESSON pour la Société Entomologique de France. C'est là l'illustration de la politique engagée depuis plusieurs années d'actions communes avec d'autres Sociétés savantes ;

— le Symposium Européen, illustration de notre ouverture internationale ;

— le Colloque de Lyon, illustration de notre collaboration, au niveau national, avec l'AFIE, et par là, de notre volonté de faire vivre le fameux continuum recherche fondamentale - applications.

J'en viens maintenant au Bulletin d'Écologie. L'année 1988 a été marquée par quelques perturbations dans sa parution, mais aussi par des réflexions et des décisions importantes pour l'avenir.

En ce qui concerne la parution, le fascicule 1 a été retardé uniquement de mon fait, car au premier semestre, je n'ai pas eu toute la disponibilité et la sérénité nécessaires pour le préparer dans des délais normaux. Le fascicule 2/3 a été expédié récemment. Sa préparation a été une très lourde tâche pour MM. BLANC et LHERITIER, mais pendant ce temps, on a pu régler définitivement l'obtention d'une subvention par la Direction de la Protection de la Nature. Le fascicule 4, consacré à l'écologie du Paysage est actuellement à la fabrication, les épreuves ayant été corrigées.

Si cela avait été nécessaire pour des questions de routage, une quatrième livraison aurait dû être consacrée à la vie de la Société, mais cela s'est avéré inutile. Le premier fascicule du tome 20 va partir à la composition la semaine prochaine, et le deuxième fascicule suivra rapidement, puisque la matière en est déjà réunie. La parution devrait donc être régularisée en 1989.

Dans un courrier récent, sur la base d'information non définitives, j'ai un peu exagéré le nombre total de pages qui seront publiées au titre de 1988 : il sera en fait un peu en dessous de 600 pages, ce qui reste considérable. Ceci a été possible parce que le fascicule 2/3 a fait l'objet de financements multiples. Le fascicule 4, enfin, bénéficie d'une subvention de 20.000 francs du Ministère de l'Environnement.

Certaines observations ont pu être faites sur la publication du Colloque sur les Vertébrés des Iles méditerranéennes dans le Bulletin d'Ecologie. Une bonne proportion d'articles ne sont certes pas directement d'intérêt écologique. Cependant, je vois à cette publications deux aspects positifs :

- par ses objectifs, par son contenu, ce colloque apporte une considérable documentation pouvant aider à développer une politique rationnelle de conservation d'un riche patrimoine naturel ; il est bon que la Société d'Ecologie, par cette publication, témoigne de son intérêt pour ces problèmes majeurs de notre temps

- par la présence d'articles en français, en italien, en espagnol et en anglais, ce volume donne au Bulletin une ouverture internationale qui surtout, évidemment, vers nos collègues des pays méditerranéens ; d'une certaine façon, il s'inscrit ainsi dans le sillage des actes du Colloque de Marseille. Cela, je crois, peut aider à marquer la place de notre Revue vis-à-vis de plusieurs pays proches géographiquement et linguistiquement.

A partir de là, voyons de façon plus générale les problèmes du Bulletin. Vous vous souvenez peut-être des résultats présentés à la précédente Assemblée Générale, de l'enquête faite auprès des lecteurs. Ils portaient sur 200 réponses. Depuis d'autres réponses ont été reçues, qui ne modifient pas de façon sensible ces premiers résultats.

Après les débats de la précédente Assemblée Générale, le Conseil a également réfléchi à l'avenir du Bulletin. La question est encore très ouverte, et le prochain Conseil y reviendra de façon plus approfondie. Néanmoins, dès maintenant quelques décisions ont été prises qui se traduisent par de nouvelles instructions aux auteurs. En voici les points les plus significatifs :

- ouverture à des articles de collègues étrangers écrits en anglais, allemand, espagnol ou italien ;
- légendes en deux langues ;
- exigences plus strictes vis-à-vis de la présentation des manuscrits.

En ce qui concerne le niveau, sur la base des résultats de l'enquête, c'est une politique d'amélioration progressive qui est menée. Il est fait appel à des lecteurs variés qui tous ont sérieusement leur travail de critique. Je peux dire que la proportion d'articles acceptés d'emblée est extrêmement faible, que les refus purs et simples ne sont pas rares et que souvent ce sont de sérieux remanements qui sont demandés. Ceci dit, on peut certainement progresser encore. On pourrait aussi d'emblée monter brutalement le niveau, au risque d'avoir une période «creuse». En tant que Directeur de la publication, pour un an encore, je continuerai la politique de la progression «douce», en attendant que le Conseil dessine une politique claire qui pourra être mise en œuvre par le prochain responsable de la Revue.

Voilà, chers Collègues, le bilan des actions menées en 1988, les prolongements qu'on peut en attendre et les explications que je vous devais sur le Bulletin d'Ecologie. Je suis maintenant à votre disposition pour répondre à vos questions

A l'issue de la discussion, le rapport moral est adopté à l'unanimité par l'Assemblée Générale.

RAPPORT FINANCIER (Le Trésorier)

Le Trésorier, François de BEAUFORT, présente le rapport financier pour l'année 1988 (cf. tableau joint). Les commissaires aux Comptes, MM. YON et DOCHÉ, font quelques suggestions pour améliorer la présentation comptable.

Le Trésorier souligne les aspects suivants :

1. Bilan comptable de l'année

- Le prix de revient du «Bulletin» par page éditée, à 700 exemplaires, est de 600 F ; le montant des abonnements perçus étant d'environ 140.000 F, l'équilibre financier du Bulletin serait atteint avec la publication de 235 pages par an, soit 3 numéros de 70 pages et 25 pages au 4ème numéro.

Le budget de l'année 1988, y compris des subventions ou participations, a en fait couvert la publication (du n°18/4 au n°19/3) de 540 pages des 606 pages, ce qui représente un effort important de la Société

La publication du numéro 19 (2/3) (Colloque d'Evisa sur les Vertébrés des Iles méditerranéennes) a bénéficié de subventions du Ministère de l'Environnement, du Parc Naturel Régional de Corse et de l'Université Paul Valéry (Montpellier). Nous avons aussi perçu en 1988 une subvention du Conseil Régional P.A.C.A. pour «Ecologie littorale méditerranéenne».

La subvention pour l'exploitation des résultats du colloque d'Evisa (environ 40.000 F) figurera sur le budget 1989 puisqu'elle est parvenue en janvier de cette année.

- Les réserves, placées d'une part en «dépôt à terme» et d'autre part en «SICAV-Natio-Sécurité» ont été maintenues par rapport à l'exercice précédent ; les 4 SICAV sont toutefois susceptibles d'être utilisées pour approvisionner le compte courant en cas de nécessité.

2. Membres et abonnés

Le rapport moral fait apparaître qu'il est enregistré environ 880 «unités fonctionnelles», soit membres simples (241 dont 17 «étrangers»), soit membres abonnés (336 dont 31 étrangers), soit collectives abonnées (210 dont 83 étrangères).

3. Barème des cotisations et abonnements pour 1990 : à fixer par l'Assemblée Générale.

Plusieurs hypothèses peuvent être avancées, correspondant à des taux d'augmentation de 3,5 ou 10 %

TAUX DE BASE en 1989*	TAUX + 3 %	POUR + 5 %	1990* + 10 %
COTISATION (80 F)	85 F	85 F	90 F
Abonn. particulier France (260 F)	270 F	275 F	290 F
Abonn. particulier Etranger (330 F)	345 F	350 F	370 F
Abonn. Collectivités France (490 F)	500 F	520 F	540 F
Abonn. Collectiv. Etrangers (540 F)	520 F	540 F	560 F

* arrondis en TTC

SOCIÉTÉ D'ÉCOLOGIE

Assemblée Générale du 26 janvier 1989

RAPPORT FINANCIER

Comptes du 01.01.1988 au 31.12.1988

COMPTE-COURANT C.C.P.**RECETTES**

Abonnement et ventes.....	139.088,43 F
Cotisations	33.790,00 F
Dons	1.594,00 F
Subventions	35 000,00 F
Remboursement T.V.A.	9.450,00 F
Transfert compte BNP	21.000,00 F
Total Recettes	239.922,43 F

AVOIR C.C.P. au 01.01.1988 19 510,73 F

TOTAL 259.433,16 F

DÉPENSES

Bulletin : impression et routage	140 784,14 F
Secrétariat : personnel, fournitures, frais d'expéd.	46.650,13 F
Frais de réunion	2.406,00 F
«Prix» : Société, Posteurs, Sauvage	3.065,02 F
Frais bancaires	5,00 F

Total Dépenses..... 204.564,18 F

Avoir C.C.P. au 31 12.1988 54.868,90 F

TOTAL..... 259.433,16 F

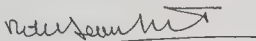
COMPTE-COURANT B.N.P.**PLACEMENTS :**

Dépôt à terme d'un an :	155 000,00 F
4 NATIO-SECURITE :	45 844,24 F

(valeur à la souscription)

Solde créditeur au 31.12.1988..... 3.797,00 F

F. de BEAUFORT



Les Commissaires aux comptes

M. YON Daniel

M. DOCHE




En 1989, par rapport au taux de base de l'abonnement d'un particulier en France :

- un abonné étranger paie : + 28 %
- une collectivité - France : + 88 %
- une collectivité - Etranger : + 96 %

4. Le fonctionnement des groupes thématiques a été mis au point pour respecter les règles de l'unité de la Société tout en facilitant au mieux la vie des groupes.

Le rapport du Trésorier est adopté à l'unanimité par l'Assemblée Générale

COTISATION ET ABONNEMENTS POUR 1990

Après discussion, l'Assemblée Générale décide de porter la cotisation à 100 Francs pour l'année 1990.

Les abonnements seront augmentés de l'ordre de 5 %.

En l'absence de questions diverses, la séance est levée à 15 h 30.

COMPTE-RENDU DE LA RÉUNION DU CONSEIL DU 6 JUIN 1989
à 10 h 30, au Laboratoire d'Entomologie du Muséum, 45 rue Buffon, 75005 PARIS

ORDRE DU JOUR :

1. Informations diverses - 2. Thème des journées de janvier 1990 - 3. Problèmes du Bulletin d'Écologie : rappel des résultats des enquêtes et des décisions prises jusqu'à présent ; définition d'une politique éditoriale ; recherche d'une meilleure maîtrise du coût

Membres présents : MM. BLANDIN, BOURNAUD, CANCELA DA FONSECA, CORRE, DAJOZ, DELPECH, Mme GIRARD, MM. MAURIN, PERTHUISOT, RIOUX.

Membres excusés : MM. BARBAULT, de BEAUFORT, BELLAN, CARBIENER, ELKAIM, EUZET, GRENOT, Mme JEANSON, MM. LAGAUTIERE, LÉVIEUX, MULLER, OZENDA, PAUTOU, RAMADE, RAPP, TESTARD, TOUFFET, TREHEN.

En l'absence de M. le Président OZENDA, retenu au dernier moment, et des Vices-Présidents, excusés, le Secrétaire Général ouvre la séance. Il a été impossible de trouver une date convenant à une majorité de membres, de sorte que cette réunion se limitera à des échanges de vue, aucune décision ne pouvant être valablement prise.

1. Informations diverses

Le Secrétaire Général rappelle les dates définitivement retenues pour le Colloque de Lyon : les 23, 24 et 25 novembre 1989. Il indique ensuite que le Comité National des Sciences Biologiques a alloué une somme de 4.000 F pour aider les participants au Symposium Européen de Sienne ; il se chargera du dossier. Il informe enfin le Conseil des contacts pris avec M. ANDRE, de l'Université de Savoie, animateur du réseau «Forêts d'altitude».

2. Thème des Journées de janvier 1990

A partir d'une proposition initiale du Secrétaire Général («Écologie et éthologie»), la discussion fait apparaître la nécessité d'un thème pouvant rassembler les spécialistes d'écologie animale et d'écologie végétale. On s'oriente vers un thème «Comportements et adaptations de la plante et de l'animal face à leur milieu (physique et biologique)». Le Secrétaire Général devra prendre des contacts avec d'éventuels conférenciers.

3. Problèmes du Bulletin d'Écologie

Le Secrétaire Général rappelle le résultat des enquêtes effectuées auprès des membres de la Société (cf. *Bull. Ecol.*, 19 (1) : 92), puis

expose la politique suivie par la Direction du Bulletin, après avoir souligné que, tout spécialement grâce à M. DAJOZ, la revue de la Société a été publiée sans interruption depuis sa création.

A partir de 1982, le rôle des «références» a été renforcé, avec cependant des hauts et des bas. Le Bulletin a été nourri avec des articles proposés spontanément par les auteurs, par des articles demandés, par les textes correspondant à des Colloques organisés par la Société, etc... Une Tribune a été ouverte, qui est restée bien modeste. La rubrique «Vie de la Société» a été réactivée ; elle est distribuée sous forme de trépas à part aux membres de la Société non abonnés.

Le Directeur du Bulletin, dans un contexte général de relance de la Société où M. PESSON et Mme RICOU ont joué un grand rôle, s'est jusqu'à présent donné pour objectif de faire vivre le Bulletin et de renforcer sa crédibilité. Cependant, il n'y a pas eu de véritable politique éditoriale, qui aurait précisé le champ couvert par la revue, défini son style, et engagé une dynamique forte de diffusion.

Il faut bien reconnaître deux demi-échecs : le petit nombre d'articles de synthèse proposés au Bulletin et le caractère squelettique de la Tribune.

Néanmoins, quelques décisions prises ont permis d'ébaucher une nouvelle ouverture du Bulletin, avec l'acceptation d'articles en langues étrangères et des instructions aux auteurs plus précises devant conduire à une présentation des articles plus conformes aux standards d'une revue scientifique de qualité.

La discussion s'ouvre sur le constat du poids de plus en plus fort du classement des revues scientifiques en niveau (A, B...), en particulier au C.N.R.S.. Il est certain que le Bulletin d'Écologie ne peut prétendre au même classement que les grandes revues internationales d'écologie. Ne risque-t-il pas alors de ne pas se voir proposer les très bons articles ? Faudrait-il envisager un contenu et un style originaux, faisant du Bulletin une revue complémentaire des revues de type A, rendant un vrai service à la communauté scientifique ? La discussion fait ressortir le caractère indispensable d'articles de synthèse, d'articles originaux peut-être assez descriptifs et monographiques, mais apportant d'indispensables connaissances de bases, et de notes brèves, permettant la publication de résultats pouvant être préliminaires, mais intéressants, ou l'établissement de débats d'idées.

Le problème de la maîtrise du coût du Bulletin comporte deux aspects : limiter le nombre de pages imprimées, sauf obtention de subventions, et rechercher un moindre coût de fabrication. Diverses hypothèses pourraient être envisagées, qui devront être débattues à une réunion du Conseil où des décisions pourraient être prises.

L'ordre du jour étant épuisé, la séance est levée à 17 heures

«ÉCOLOGIE DU PAYSAGE» : débats terminologiques

Le point de vue publié par R. DELPECH dans la Vie de la Société (*Bull. Ecol.*, 19 (4) : 575) a donné lieu à un commentaire de M. GODRON, que R. DELPECH nous a proposé de publier, accompagné de sa réponse. Nous y joignons les réflexions de M. DANAIS.

Nomina si nescis, perit et cognitio rerum (1)

Dans le numéro 4 (1988) du Bulletin d'Écologie, notre distingué confrère, Monsieur R. DELPECH a pris la peine de s'inquiéter de la correction grammaticale du syntagme «écologie du paysage». Pour rassurer les esprits troublés, il faut sans doute ajouter que cette expression n'est pas un barbarisme ni une catachrèse ; c'est une simple synecdoque, procédée syntaxique parfaitement classique qui consiste à prendre la matière pour l'objet, l'espèce pour le genre, la partie pour le tout, le singulier pour le pluriel ou inversement, en écrivain, par exemple, «une voile» au lieu d'un navire.

Il pourrait être tentant de voir dans ce syntagme une métonymie ou un(e) hyppallage, mais il me semble que, outre l'ambiguïté (sic) puisque l'Académie le permet) relative au genre de ce dernier terme, l'un et l'autre s'appliquent moins bien au cas présent.

Ceci dit, si le Bulletin d'Écologie juge que j'ai quelque titre à donner une opinion personnelle sur ce point, j'oserai dire «qu'écologie des paysages» me semble préférable à «écologie du paysage». En effet l'écologie a déjà trop souffert de généralisations bâties : les naturalistes ont pour le moins souri quand ils ont lu des travaux consacrés à «l'écosystème forestier» (ou prairial ou aérien). Ne craignons pas d'être trop vigilants, sans devenir vénéreux, si vous me permettez cette anacoluthie qui frise l'aposiopèse.

M. GODRON
Institut de Botanique
Jardin des Plantes
34000 MONTPELLIER

* Si vous négligez les noms des objets, leur connaissance elle-même disparaît.

Réponse de R. DELPECH

Mes réflexions sur l'«écologie du paysage» ne visaient pas spécialement des problèmes syntaxiques ou de rhétorique, mais surtout des problèmes de définitions et de sémantique qui me paraissent essentiels dans tous les domaines, bien que trop souvent négligés.

Sans nous étendre aujourd'hui sur les concepts fondamentaux liés à la définition de l'écologie, qu'il faudra bien aborder un jour dans ce Bulletin et qui me paraissent être à l'origine de pas mal de divergences de points de vue (1), nous pensons qu'une formulation susceptible de donner satisfaction à la majorité de ceux que préoccupent à la fois l'écologie et le paysage pourrait être : «écologie et paysages» (et non «des» ou «du».

(1) Voir notamment, à ce sujet la réponse que j'ai publiée dans le 17, fasc. 3 (sept. 1986), p. 213-214 de ce Bulletin, en particulier le dernier alinéa de la note infrapaginale de la p. 214.

A propos de l'«Écologie du paysage» et du point de vue de René DEPECH

J'ai été intéressé à la lecture de ce point de vue, paru dans le supplément au n°4/1988 du bulletin d'écologie.

Même si l'on n'en partage pas toutes les affirmations, il a le mérite de poser les problèmes de fond, à mon avis.

Effectivement, il y a ambiguïté sur le vocabulaire, travers trop fréquent y compris dans la communauté scientifique.

A mon sens, l'une des remarques les plus fécondes de l'auteur consiste dans son rappel que l'écologie s'applique au vivant ou aux relations entre les êtres vivants et leur environnement... précisément la définition de base !

Il me semble que l'expression «écologie du paysage» recouvre, pour cette raison, deux approches complémentaires, certes, mais bien distinctes :

— une investigation «écologique» faisant intervenir des éléments biologiques à divers niveaux d'intégration (populations, communautés ou peuplements, écosystèmes...), en rapport le plus souvent avec la part abiotique du milieu ;

— une investigation «géographique» où interviennent de prime abord tous éléments non spécifiquement compris dans la définition précédente, histoire, économie, sociologie, culture, géomorphologie, esthétique et perception visuelle...

Ces deux approches appartiennent à deux champs de pensée, de formation et d'organisation scientifique traditionnellement différenciés ; dans le principe, rien n'interdit d'en rechercher une appréhension globale et synthétique. Mais il serait pertinent dans ce cas d'écarter l'appellation «paysage» à connotation plutôt visuelle pour le citoyen moyen, ce qui est trop restrictif, et tombe sous la juste critique qu'on ne peut prétendre faire de l'écologie «du» paysage.

Il serait souhaitable de préférer une «géographie écologique» ou une «écologie géographique», le choix restant entre les mains des chercheurs de chacun des deux disciplines parentes. La suite de ma réflexion est davantage d'ordre humoristique.

Il est usuellement de bon ton dans l'aura scientifique écologiste d'avoir un mouvement de recul dès qu'il s'agit de prétendre appréhender la réalité en terme globalisant, au niveau d'intégration de la biocénose ou de l'écosystème, parce qu'on manque encore pour longtemps de connaissances fines sur les espèces, sous-espèces et autres écotypes consensuels... On peut s'étonner à juste titre qu'apparaissent des prétentions à synthétiser dans un même programme de recherche — à fortiori à travers les mêmes personnes — une approche «écologique» et une approche d'essence géographique.

Que d'aucuns puissent assouvir là quelque ambition, passe encore si le résultat en est favorable à la recherche entreprise. Mais c'est la déformation entraînée sur la façon dont peuvent être perçus a priori ou a posteriori les résultats, tel un effet d'optique lié à la terminologie, qui risque de porter préjudice à toute une discipline : intégrer quelques indices de structure ou quelques concepts systémiques dans une recherche écoéthologique focalisée sur tel ou tel groupe taxonomique autorise-t-elle à parler d'«écologie du paysage» ? D'autant que les résultats n'en auront pas pour autant à coup sûr un caractère appliqué, on s'en doute...

Ne s'agit-il pas plutôt dans ce cas d'une extension ou d'un approfondissement normal et inéluctable de l'écologie *sensu stricto* ?

Dans la foulée du pragmatisme de MacARTHUR et WILSON, on pourrait presque dire que l'écologie «sera biogéographique ou ne sera pas», puisque les échelles d'espace et de temps en sont un cadre donné d'avance, imposé par la réalité même, et que cette réalité inclut d'ailleurs l'action parfois perturbatrice, simplificatrice ou déstabilisante de l'homme, vis-à-vis d'une situation elle-même en système ouvert.

Avant d'entendre les géographes ethnologiques, historiens et autres économistes crier au scandale parce qu'on leur vole leur discipline, prenons garde de ne pas oublier de les associer à toute recherche justifiable véritablement du vocabulaire «écologique», qui se verra finalisée sur un paysage. Ou bien restons écologistes, tout simplement.

Michel DANAIS
Laboratoire d'Ecologie végétale
Université de Rennes I
Complexe scientifique de Beaulieu
35042 RENNES Cedex



Directeur de la Publication : P. BLANDIN
Fabrication : COMPO-SCIENCES - 34270 Les Matelles
Commission Paritaire : 50082

INSTRUCTIONS AUX AUTEURS

(prenant effet pour les textes soumis à partir du 1er janvier 1989)

Le **Bulletin d'Écologie** publie des travaux dans tous les domaines de l'écologie, aussi bien fondamentale qu'appliquée, émanant des membres de la Société d'Écologie. Les articles des collègues étrangers peuvent être rédigés en anglais, allemand, italien ou espagnol.

La longueur d'un article, une fois imprimé, ne doit pas excéder 10 pages du **Bulletin**, figures, tableaux, bibliographie et annexes compris. Toutefois, dans le cas d'articles de synthèse, la longueur pourra atteindre 15 pages imprimées, tout compris. Les textes proposés pour la Tribune ne devront pas excéder l'équivalent de 2 pages imprimées, tout compris. Les résumés de thèses devront tenir en 1 à 2 pages imprimées, y compris d'éventuelles figures ; ils ne devront pas comporter de bibliographie.

Les manuscrits seront fournis en 3 exemplaires (original + 2 copies du texte, des figures, tableaux et annexes), sous leur forme définitive. Ils devront être **entièrement dactylographiés** au recto de feuilles 21 x 29,7 cm avec double interligne et marge de 5 cm. Ils devront comprendre, dans l'ordre :

- Le titre ;
- Les noms du ou des auteurs avec les prénoms en toutes lettres ;
- L'adresse complète, ou les différentes adresses si nécessaire ;
- Le résumé en français et le «summary» en anglais, d'une vingtaine de lignes dactylographiés chacun, au plus. Il devra être indiqué si l'article correspond à un travail original ou à une mise au point ;
- La traduction en anglais du titre, ainsi que sa traduction en français si l'article est écrit dans une autre langue ;
- Les mots-clés en français et les «key-words» en anglais ;
- Une proposition de titre courant, en français, ne dépassant pas une quarantaine de signes ;
- Le texte proprement dit, avec mise en évidence des sous-titres et paragraphes et mention dans la marge, au crayon, des passages pouvant être composés en petits caractères. Aucune autre indication typographique ne devra être mentionnée, à l'exception des noms latins des organismes, soulignés d'un trait, et de ceux des auteurs, soulignés de deux traits.

Les tableaux, numérotés en chiffres romains, seront conçus pour pouvoir être cliqués directement par l'imprimeur, le cas échéant. Les légendes seront fournies en deux langues, dont le français obligatoirement. Elles seront dactylographiées sur des feuilles distinctes, à la suite.

L'illustration, dessins et photographies, sera numérotée en chiffres arabes. Elle devra être conçue en tenant compte du format du **Bulletin**, en prévoyant des possibilités suffisantes de réduction, notamment en ce qui concerne les lettres, chiffres et symboles.

Les **dessins originaux** seront fournis (et non les photocopies). Les illustrations ne devront pas dépasser le format 40 x 30 cm et être expédiées à plat, non enroulées. La réduction souhaitée pour chacune d'elle sera indiquée au crayon, ainsi que la numérotation. Les légendes seront fournies en deux langues, dont le français obligatoirement. Elles seront dactylographiées sur des feuilles séparées, à la suite.

La bibliographie sera présentée conformément aux modèles suivants :

CHITTY, D., PIMENTEL, D. & KREBS, C.J., 1968. — Food supply of overwintering voles. *J. Anim. Ecol.*, 37 : 113-120.

ARTHUR, W., 1987. — *The niche in competition and evolution*. Wiley and Sons, Chichester : 175 p.

GARAY, J. & NATAF, L., 1982. — Microarthropods as indicators of human trampling in suburban forests. In : BORNKAMM, R., LEE, J.A. & SEAWARD, M.R.D., (eds), *Urban Ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford : 201-207.

CLÉMENT, B., 1987. — *Structure et dynamique des communautés et des populations végétales des landes bretonnes*. Thèse de Doctorat ès Sciences, Université de Rennes I : 320 p.

Les auteurs recevront un seul jeu d'épreuves pour correction. Elles devront être retournées à la Rédaction dans un délai de huit jours, accompagnées de la commande de tirés-à-part (il n'est pas fourni de tirés-à-part gratuits). Faute d'un retour dans ce délai, la Rédaction procédera à la correction des épreuves et il ne sera pas commandé de tirés-à-part. Seules les erreurs typographiques devront être corrigées ; aucune correction d'auteur ne sera acceptée. En tout état de cause, toute modification (ou addition) sera facturée à l'auteur. Les frais de clichage des photographies sont à la charge de l'auteur (le cas échéant, en spécifier la commande en même temps que celles des tirés-à-part).

Les résumés de thèses devront être dactylographiés en indiquant, dans l'ordre : le nom et le prénom de l'auteur, le titre de la thèse, son nombre de pages, le type de thèse, l'Université, la date de soutenance, la composition du jury. Les épreuves des résumés de thèses sont corrigées par la Rédaction.

Tous les manuscrits qui ne répondront pas aux normes ci-dessus seront retournés à leurs auteurs. Les manuscrits admis sont soumis à deux lecteurs. Les textes proposés pour la Tribune, lieu d'échange d'opinions et de débats scientifiques, sont en principe publiés directement. Toutefois, la Rédaction se réserve le droit de conseiller aux auteurs les améliorations qui lui semblent nécessaires.

SOCIÉTÉ D'ÉCOLOGIE

C/O Secrétariat Faune-Flore
57, rue Cuvier
75231 PARIS CEDEX
Tél. 336.54.22

C.C.P. 30 279 62 D LA SOURCE

TARIF D'ABONNEMENT POUR LE TOME 20-1989

PARTICULIERS :	Cotisation	Abonnement	Total
FRANCE ET C.E.E.	80 F	260 F	340 F
AUTRES PAYS	80 F	330 F	410 F
Étudiants et Stagiaires étrangers en France	40 F	130 F	170 F
COLLECTIVITÉS :	H.T.	T.V.A. 2,1 %	T.T.C.
FRANCE	480,77 F	10,10 F	490,87 F
Agence et Libraires (remise 10 %)	432,69 F	9,09 F	441,78 F
ÉTRANGER	500,00 F	10,50 F	510,50 F
Agences et Libraires (remise 10 %)	450,00 F	9,45 F	459,45 F

IMPORTANT : Toutes les cotisations doivent être payées directement et de façon impersonnelle à la SOCIÉTÉ D'ÉCOLOGIE.

22 JAN. 1990